

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

COLONISATION ET DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES
POPULATIONS D'INSECTES SAPROXYLIQUES DANS LES HABITATS
RÉSIDUELS EN FORÊT BORÉALE AMÉNAGÉE

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
ANNE PIUZE-PAQUET

JANVIER 2017

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je souhaite remercier ceux et celles qui m'ont aidé dans la réalisation de ce mémoire.

En premier lieu, je remercie mon directeur Pierre Drapeau ainsi que Michel Saint-Germain pour leur disponibilité et leur précieuse aide avec, entre autres, l'interprétation des résultats et la rédaction du mémoire. Votre grande expertise et vos judicieux conseils m'ont grandement aidé, je l'apprécie énormément.

Je remercie les membres et le personnel du CEF pour leur grande disponibilité, leur aide et leurs conseils. Je remercie plus particulièrement Mélanie Desrochers pour son aide dans la réalisation des analyses spatiales et Daniel Lesieur pour son aide en dendrochronologie.

Je remercie aussi mes assistants de terrain : Réjean Deschênes, Simon Paradis et Carine Côté-Germain pour leur dévouement et la grande qualité de leur travail.

En dernier lieu, je remercie les membres du laboratoire Drapeau, plus particulièrement Geneviève Potvin, Chantal Cloutier, Delphine Favorel et Philippe Cadieux pour leur aide et leurs conseils tout au long de mon projet de maîtrise.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
RÉSUMÉ	ix
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Conservation de la biodiversité en forêt boréale	1
Dynamique naturelle des paysages forestiers boréaux	2
<i>L'hétérogénéité spatiale</i>	<i>2</i>
<i>La présence de bois mort.....</i>	<i>4</i>
<i>La connectivité spatio-temporelle des habitats.....</i>	<i>5</i>
Problématiques et défis de l'aménagement forestier	6
Adaptations physiologiques et comportementales des insectes	
phloeophages et xylophages	9
<i>Adaptations nutritionnelles</i>	<i>9</i>
<i>Adaptations sensorielles.....</i>	<i>11</i>
<i>Capacité de dispersion</i>	<i>13</i>
Importance de l'étude	16
Objectifs de l'étude	17
CHAPITRE I.....	19
1.1 Résumé	20
1.2 Introduction.....	21

1.3 Méthodes	25
<i>Organismes cibles</i>	26
<i>Plan d'échantillonnage</i>	27
<i>Caractérisation de l'arbre hôte</i>	28
<i>Caractérisation de la végétation dans les parcelles résiduelles</i>	28
<i>Caractérisation du couvert forestier à l'échelle du paysage</i>	29
<i>Effet du temps depuis la mort des tiges</i>	30
<i>Analyses statistiques</i>	31
1.4 Résultats	33
<i>Composition des communautés de coléoptères xylophages et phloeophages</i>	33
<i>Impact de l'isolement et de la configuration spatiale des habitats résiduels sur la composition des communautés</i>	35
<i>Impact de l'isolement et de la configuration spatiale des habitats résiduels sur la richesse des communautés</i>	36
<i>Impact de l'isolement et de la configuration spatiale des habitats résiduels sur la réponse individuelle des principales espèces</i>	38
<i>Espèces indicatrices du temps depuis la mort de l'arbre hôte</i>	38
1.5 Discussion	39
<i>Impact de la disponibilité d'arbres sénescents et morts</i>	40
<i>Impact de l'isolement et de la configuration spatiale des habitats résiduels</i>	41
<i>Effet du temps depuis la mort de l'arbre</i>	44
<i>Conclusion</i>	49
1.6 Références du chapitre 1	51
CONCLUSION GÉNÉRALE	69
RÉFÉRENCES	75

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1. Carte de l'aire d'étude montrant la localisation des sites.	58
2. Ordination des 135 arbres échantillonnés obtenue suite à une analyse canonique de redondance (RDA) de la composition en espèces des insectes saproxyliques récoltés à l'état (a) larvaire et (b) adulte en fonction des variables environnementales significatives.	59
3. Ordination des insectes saproxyliques aux stades (a) larvaire et (b) adulte par analyses canonique de redondance (RDA) en fonction des variables environnementales significatives. Seules les espèces abondantes et/ou les espèces d'intérêt particulier (espèces indicatrices) sont représentées sur le graphique.	60
4. Régressions simples de Poisson de la richesse des communautés au stade larvaire en fonction (a) l'âge de l'arbre hôte, (b) la surface terrière de l'arbre hôte, (c) le temps depuis la mort de l'arbre et (d) le volume de bois mort au sol de catégorie de dégradation 3 à 5. Seulement les régressions montrant une relation significative ($p < 0.05$) sont présentées.	61
5. Régressions simples de Poisson de la richesse des communautés au stade adulte en fonction (a) l'âge de l'arbre hôte, (b) la surface terrière de l'arbre hôte, (c) le temps depuis la mort de l'arbre et (d) le volume de bois mort au sol de catégorie de dégradation 3 à 5. Seulement les régressions montrant une relation significative ($p < 0.05$) sont présentées.	62

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1. Description des variables explicatives.	63
2 Statistiques descriptives des variables explicatives mesurées sur le terrain et des variables calculées à l'aide des données géospatiales (cartes écoforestières du troisième inventaire décénal et image LandsatTM-2010) dans les 30 sites où nos 135 arbres hôtes ont été échantillonnés.	64
3. Liste des espèces et nombre de spécimens récoltés.....	65
4a. Résultats des régressions simples et multiples de la richesse spécifique du stade larvaire des coléoptères phleophages et xylophages dénombrés dans le dispositif expérimental d'arbres hôtes en fonction des variables explicatives mesurées.	66
4b. Résultats des régressions simples et multiples de la richesse spécifique du stade larvaire des coléoptères phleophages et xylophages dénombrés dans le dispositif expérimental d'arbres hôtes en fonction des variables explicatives mesurées..	67
5a. Résultats de l'analyse d'espèces indicatrices du temps depuis la mort de l'arbre au stade larvaire.....	68
5b. Résultats de l'analyse d'espèces indicatrices du temps depuis la mort de l'arbre au stade adulte.....	68

RÉSUMÉ

L'aménagement de la forêt boréale, particulièrement lorsqu'il a pour but l'extraction de bois sur une base soutenue, transforme profondément le paysage. La perte et la fragmentation de l'habitat ainsi que le rajeunissement de la matrice forestière augmentent les contraintes de dispersion des organismes et réduisent la disponibilité de certains éléments d'habitats associés aux forêts matures et âgées, tel le bois mort. De nombreux organismes, incluant les insectes saproxyliques, sont dépendants du bois mort comme habitat et/ou comme source d'alimentation durant leur cycle de vie. Ils peuvent toutefois potentiellement pallier à cette diminution grâce à leur capacité de dispersion. L'objectif de la présente étude est de mesurer la capacité des insectes saproxyliques à coloniser les parcelles de forêt résiduelle âgée en fonction de la quantité de bois mort disponible, de la quantité de vieilles forêts dans le paysage, de l'isolement des forêts résiduelles dans l'agglomération de coupes et du temps depuis la mort de l'arbre hôte. Nous avons mis en place un dispositif expérimental de 30 parcelles dans lesquelles nous avons créé 3 ou 6 souches hautes d'épinettes noires. Chaque souche a été écorcée 4, 12 ou 16 mois après sa création. Les coléoptères au stade adulte et au stade larvaire présents sous l'écorce ont été recueillis et identifiés. Les caractéristiques des arbres hôtes, la quantité de bois mort disponible dans chacune des parcelles, la quantité de forêt âgée de plus de 90 ans autour des forêts résiduelles dans le paysage et la distance des forêts résiduelles aux massifs non coupés ont été calculées. Les résultats obtenus suite aux analyses canoniques de redondance ainsi qu'aux analyses de régression simples et multiples indiquent que la composition et la richesse des assemblages sont principalement associées aux attributs de l'hôte et plus particulièrement au temps depuis la mort des arbres. La composition des assemblages n'est que faiblement associée à la quantité de forêt âgée dans le paysage. L'isolement des forêts résiduelles aux massifs non coupés sur des distances allant jusqu'à 34 km ne montre pas d'effet sur la richesse et la composition des communautés d'insectes saproxyliques. L'aménagement forestier dans ce secteur d'étude ne semble donc pas représenter une contrainte à la colonisation pour les coléoptères phloeophages et xylophages dépendant d'arbres récemment morts.

Mots clés : *Forêt âgée, insectes saproxyliques, bois mort*

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Conservation de la biodiversité en forêt boréale

Au Canada, la forêt boréale couvre pas moins de 270 millions d'hectares et abrite une grande partie de la biodiversité (Brandt *et al.* 2013). Bien que la forêt boréale soit moins riche en espèces qu'une forêt équivalente qui se trouverait plus près de l'équateur, elle n'en est pas pour autant dépourvue de diversité biologique (Bergeron et Fenton 2012).

Plusieurs facteurs écologiques favorisent une grande biodiversité forestière à l'échelle du paysage. Le vieillissement des peuplements est un des facteurs principaux (Siitonen *et al.* 2000, Siitonen 2001, Grove 2002, Henle *et al.* 2004, McGeoch *et al.* 2007), favorisant l'accumulation au fil du temps d'éléments d'habitats recherchés par de nombreuses espèces spécialistes. Le bois sénescant et mort est probablement l'élément d'habitat auquel est associée la plus grande diversité (Stokland *et al.* 2012). Dans son étude, Martikainen (2000) estime que 42% des espèces de coléoptères capturés en pessière sont associées au bois mort. Le bois mort est de plus en plus considéré comme un élément clé d'habitat dans le maintien de la diversité biologique des écosystèmes forestiers à l'échelle internationale et plus particulièrement dans les forêts de l'hémisphère nord (Bull *et al.* 1997, Drapeau *et al.* 2002). De leurs stades initiaux de mortalité (graduelle ou soudaine) jusqu'à leur décomposition complète, les arbres morts (qu'ils soient sur pied ou au sol) servent de milieu de vie à de nombreux organismes vivants (Harmon *et al.* 1986, Grove 2002). Ceux-ci vont se succéder et

interagir de façon complexe dans les divers stades de décomposition de la matière ligneuse. Le bois mort représente donc un point chaud de biodiversité en forêt boréale et un enjeu important dans l'aménagement des forêts de ce biome (Komonen 2003).

L'hétérogénéité spatiale créée par le régime de perturbations naturelles typiques de la forêt boréale favorise également une plus grande biodiversité à l'échelle du paysage en juxtaposant des types d'habitats présentant des structures et des compositions diverses. Cependant, cette hausse de biodiversité à grande échelle est intimement liée au maintien de la connectivité structurelle et temporelle des habitats (Schiegg 2000a,b, Grove 2002, Saint-Germain et Drapeau 2011, Ranius *et al.* 2015), sans quoi des événements stochastiques auraient tôt fait d'entraîner l'extinction locale de populations. La faune et la flore des écosystèmes boréaux semblent bien adaptées au régime de perturbations qu'on y retrouve depuis la dernière glaciation (Bengtsson *et al.* 2000). Cependant, l'addition de perturbations anthropiques sévères risque de briser cet équilibre, et rend d'autant plus crucial le maintien de cette connectivité entre habitats pour la conservation de la biodiversité (Bergeron *et al.* 2004).

Dynamique naturelle des paysages forestiers boréaux

L'hétérogénéité spatiale

L'hétérogénéité spatiale contribue au maintien de la biodiversité dans les systèmes forestiers boréaux, et ce tant à l'échelle du paysage en offrant une variété d'habitats différents et en créant des écotones uniques, qu'à l'échelle du peuplements où une diversité au niveau du recouvrement et des strates

de végétation offrent de multiples micro-habitats. Des mécanismes distincts créent ainsi l'hétérogénéité propre à chacune des échelles. L'hétérogénéité à l'échelle du paysage est principalement due aux régimes de perturbations naturelles agissant à grande échelle. Par exemple, les grands feux peuvent couvrir plusieurs milliers d'hectares de forêt. L'occurrence des feux de forêt est plutôt variable dans le temps et dans l'espace et le cycle de feu d'une région peut être plus long ou plus court selon les facteurs biotiques et abiotiques du milieu (Vaillancourt *et al.* 2008). De même, la taille et la sévérité des feux varient d'un événement à l'autre. Une même région peut être affectée par un feu sévère couvrant 5000 ha une année donnée et par un feu peu sévère couvrant 50 à 100 ha, 100 ans plus tard. La sévérité d'un feu a aussi la particularité d'être variable dans l'espace pour un événement donné. On retrouve en effet, pour un même feu, des régions sévèrement brûlées et d'autres épargnées. Il en résulte une combinaison d'îlots brûlés, roussis et même d'îlots verts. Cette variabilité spatio-temporelle au sein du régime de feux modèle le paysage et contribue à créer des habitats variés (Vaillancourt *et al.* 2008). À l'inverse, l'hétérogénéité à l'échelle du peuplement peut être créée simplement par le processus de vieillissement et la coexistence de cohortes multiples. Dans ce cas, la mortalité des arbres des forêts matures varie selon une dynamique où la mort d'arbres individuels ou de petits groupes d'arbres cause des troués dans la voûte forestière (Siitonen 2001). Ces troués, résultant souvent simplement de la sénescence, sont variables en taille et en forme et créent des conditions très diversifiées pour la régénération (De Grandpré *et al.* 2000). Cette dynamique à petite échelle permet aux tiges autrement confinées au sous-bois de croître (Vaillancourt *et al.* 2008). En résumé, le vieillissement des peuplements offre à la faune et à la flore un habitat aux attributs diversifiés dont certaines espèces sont spécialistes (Nilsson et Baranowski 1997, Martikainen *et al.* 2000, Siitonen 2001, Grove 2002, Henle *et al.* 2004, Langor *et al.* 2008). Parmi ces attributs,

on retrouve l'hétérogénéité des structures horizontales et verticales des peuplements et la présence de bois mort (Jetté *et al.* 2013).

La présence de bois mort

De l'hétérogénéité spatio-temporelle résulte une importante variabilité dans la composition, la structure et la disponibilité du bois mort produit. C'est en début et en fin de succession, c'est-à-dire suite à l'initiation du peuplement ainsi que lorsque la première cohorte d'arbres devient sénescente, qu'on retrouve le plus de bois mort sur pied et de débris ligneux au sol. En effet, au fur et à mesure que le bois mort produit par une perturbation ou par la mortalité naturelle d'arbres sénescents se décompose, la quantité de débris ligneux diminue, elle augmente ensuite avec le vieillissement de la cohorte (Siitonen 2001, Ranius *et al.* 2003). La taille de ces arbres morts et débris ligneux au sol varie aussi en fonction du stade de succession et on observe une augmentation de la proportion de débris de gros diamètre vers la fin de la période de rotation (>90 ans) dans les forêts aménagées (Ranius *et al.* 2003). Les débris ligneux de gros diamètre sont un attribut essentiel à la faune saproxylique (Siitonen 2001, Ranius *et al.* 2003). La plupart des études suggèrent en effet que le bois mort de gros diamètre fournisse un habitat plus favorable à la faune saproxylique puisqu'ils se décomposent et s'assèchent plus lentement et offre ainsi un habitat adéquat plus longtemps (Grove 2002). Il n'est donc pas étonnant que la taille de l'arbre soit habituellement un facteur important dans la sélection de l'hôte chez les insectes saproxyliques (Hanks 1999) tels que les coléoptères phloeophages et xylophages de la présente étude. Les résultats obtenus par Zhang *et al.* (1993), confirment aussi que les arbres de plus gros diamètres sont favorisés par ces insectes pour la ponte. De plus, les expériences menées par Lindhe et Lindelöw

(2004) démontrent que les souches de gros diamètres accueillent plus d'espèces menacées en proportion que les souches d'autres calibres. La quantité et la qualité des débris ligneux ont donc une importance particulière pour le maintien de la diversité des organismes saproxyliques (Jacobs *et al.* 2007).

En somme, non seulement les forêts âgées sont plus hétérogènes que les jeunes forêts à cause des perturbations naturelles variées qui s'y accumulent, mais elles contiennent aussi naturellement plus de vieux arbres et par le fait même un plus grand volume de bois mort, des éléments clés pour le maintien de la biodiversité forestière (Bengtsson *et al.* 2000).

La connectivité spatio-temporelle des habitats

La connectivité et la continuité spatio-temporelle des habitats sont essentielles au maintien de la biodiversité à long terme. Dans un paysage fragmenté par des perturbations de nature anthropique, naturelle ou les deux, le maintien de ces deux caractéristiques facilite la dispersion des organismes entre les habitats, ce qui peut permettre aux sous-populations au sein des différentes parcelles d'habitats résiduels de fonctionner comme des métapopulations (With 1997). Selon Hanski (1999), des parcelles d'habitat moins connectées entre elles diminuent le taux de colonisation par les organismes. Par exemple, chez les insectes saproxyliques, notamment les coléoptères phloeophages et xylophages, une seule génération peut se reproduire sur un arbre donné suivant sa mort. Ces insectes doivent donc se disperser pour trouver un nouvel hôte à chaque génération, la continuité du couvert forestier, et en corolaire la disponibilité de bois mort, sont donc potentiellement importantes pour leur capacité à coloniser les habitats

résiduels (Nilsson et Baranowski 1997, Nordén et Appelqvist 2001, Saint-Germain et Drapeau 2011).

Problématiques et défis de l'aménagement forestier

Une des principales problématiques liées à l'aménagement forestier est la fragmentation du paysage (Siitonen 2001, Fahrig 2003), c'est-à-dire la brisure d'une large région intacte d'un seul et continu type de végétation en unités intactes plus petites (Lord et Norton 1990). La fragmentation est généralement accompagnée par la perte d'habitat (Andrén 1994). La diminution de la quantité de forêt âgée causée par l'aménagement forestier constitue effectivement l'effet le plus évident de ce processus de fragmentation (Fahrig 2003). Outre la perte nette d'habitat, le processus de fragmentation produit trois autres effets : l'augmentation du nombre de parcelles résiduelles, la diminution de la taille de ces parcelles et une diminution de la connectivité entre ces parcelles (Fahrig 2003). La rétention d'habitat est essentielle à la conservation de la biodiversité forestière (Andrén 1994). Toutefois, allier rentabilité économique et rétention d'habitat représente un défi majeur de l'aménagement forestier (Jetté *et al.* 2013). Notons que la réglementation sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine public (RNI) du régime forestier de 1986-2013 ne prévoyait pas la rétention d'habitats sous la forme d'arbres individuels, en bouquets ou de parcelles de forêts (Vaillancourt *et al.* 2008). La rétention était en fait principalement représentée par des séparateurs linéaires et des bandes riveraines. Des coupes à rétention variable et des coupes partielles font maintenant partie des outils de la loi sur l'aménagement durable du territoire forestier (RLRQ, chapitre A-18.1) du nouveau régime forestier entrée en vigueur le 1^{er} avril 2013 (Jetté *et al.* 2013). Cette rétention d'habitats devrait

mieux répondre aux objectifs d'aménagement écosystémique du nouveau régime et de mise en œuvre de l'aménagement durable des forêts (art. 1) (Jetté *et al.* 2013).

Les parcelles d'habitats résiduels de forme linéaire que lègue le régime forestier de 1986-2013, soient les séparateurs secs (rétention temporaire récoltée quand la régénération adjacente atteint trois mètres) et les bandes riveraines (rétention permanente en bordure de cours d'eau), peuvent potentiellement participer à la connectivité des habitats pour la faune, entre autres pour l'entomofaune (Webb *et al.* 2008). Ces parcelles peuvent en effet contribuer au maintien de la connectivité structurelle (connectivité spatiale entre des parcelles d'habitat) de la forêt âgée sur le territoire. Notons que l'habitat peut être connecté par une continuité structurelle ou par une connectivité fonctionnelle si la capacité de dispersion des organismes leur permet de voyager entre les parcelles même si elles ne sont pas physiquement connectées (With *et al.* 1997).

Afin d'assurer une connectivité spatio-temporelle des habitats, il est évidemment nécessaire qu'il y ait en permanence une quantité suffisante d'arbres ou de parcelles à l'échelle du paysage (Grove 2002). La taille des habitats résiduels de forêt âgée pourrait aussi avoir un effet sur le maintien des populations d'insectes saproxyliques. Dans leur étude, Nilsson et Baranowski (1997) ont observé autant d'espèces menacées dans les petits peuplements (2 à 8 ha) que dans les plus grands (>30 ha). On peut toutefois se questionner sur la capacité de ces petits peuplements à supporter des populations à long terme.

Plus important encore, il faut un recrutement constant de bois mort pour maintenir des populations d'insectes saproxyliques (Siitonen 2001) et comme

plusieurs études l'ont démontré, les volumes de bois mort les plus importants se retrouvent dans les forêts âgées (Siitonen 2001, Ranius *et al.* 2003). On observe toutefois une diminution considérable de la quantité de forêt âgée dans le paysage causée par l'aménagement forestier (Bergeron *et al.* 2007) puisque les pratiques sylvicoles actuelles ne respectent pas nécessairement le temps requis pour un cycle de perturbations naturelles, le temps de rotation commerciale prévu étant largement en-deçà du cycle de feu. En effet, les peuplements sont récoltés lorsqu'ils arrivent à maturité commerciale alors que les cycles de perturbations naturelles eux sont très variables dans le temps, certaines régions étant affectées plus souvent que d'autres (Vaillancourt *et al.* 2008). La mortalité des arbres est par conséquent aussi très variable, les arbres de certains peuplements atteignant leur longévité maximale alors que ceux d'autres peuplements meurent de façon précoce suite à une perturbation. À l'échelle du paysage, il en résulte une mosaïque de peuplements d'âges différents. L'aménagement forestier comme on le connaît présentement ne permet pas aux peuplements d'atteindre le stade de vieille forêt ce qui provoque un rajeunissement généralisé du couvert forestier (Drapeau *et al.* 2003). La diminution des forêts âgées causée par les activités de coupe s'accompagne conséquemment d'une baisse considérable du volume de bois mort à l'échelle des paysages. En effet, les arbres matures des peuplements résiduels meurent, le bois mort qu'ils produisent se décompose et les jeunes arbres en santé des forêts aménagées ne vivent pas assez longtemps pour générer suffisamment d'habitat de remplacement (Grove 2002). De plus, les pratiques sylvicoles intensives (éclaircies pré-commerciales et commerciales) dans la phase d'exclusion compétitive contribuent à éliminer les arbres morts (chicots) à mesure qu'ils sont produits. Dans les forêts surannées de la forêt boréale du sud de la Fennoscandinavie, le volume de bois mort est estimé en moyenne entre 60 et 90 m³ ha⁻¹ alors qu'il y est estimé entre 2 et 10 m³ ha⁻¹ en forêt aménagée (Siitonen 2001).

Ceci représente une réduction de 90-98% du bois mort à l'échelle du paysage. Cette diminution de la disponibilité en bois mort est considérée comme l'une des principales causes de la perte de diversité biologique dans les forêts aménagées à l'échelle mondiale (Berg *et al.* 1994, Drapeau *et al.* 2009).

Différentes problématiques liées à l'aménagement forestier affectent donc la biodiversité de la forêt boréale et les causes de la diminution de celle-ci peuvent parfois être difficilement identifiables ou dissociables. Par exemple, dans l'étude de Saint-Germain et Drapeau (2011), la raréfaction de *Bellamira scalaris* (Say) indique soit que le recrutement local de souches n'est pas suffisant, provoquant ainsi un trou dans la connectivité temporelle, ou que les habitats résiduels sont trop isolés les uns des autres affectant ainsi le succès de dispersion (la connectivité fonctionnelle). Il est donc primordial de connaître adéquatement l'écologie des organismes étudiés. La prochaine section fait état des connaissances disponibles sur les coléoptères saproxyliques phloeophages et xylophages, insectes sur lesquels porte la présente étude.

Adaptations physiologiques et comportementales des insectes phloeophages et xylophages

Adaptations nutritionnelles

Les insectes saproxyliques n'ont pas tous besoin d'hôtes dans les mêmes conditions pour se nourrir et se reproduire. Certains insectes peuvent s'alimenter sur des arbres en santé alors que d'autres ont besoin d'arbres affaiblis dont les mécanismes de défense sont plus faciles à surmonter,

d'arbres stressés dont la mort est imminente ou d'arbres morts et à divers stades de décomposition. Cette sélection dépend principalement des adaptations nutritionnelles des insectes à l'état larvaire (Hanks 1999) et de leur capacité ou non à digérer les hydrates de carbones non-structuraux encore présents immédiatement après la mort de l'arbre (Chararas 1981). Il existe différents groupes fonctionnels au sein même des insectes saproxyliques qui colonisent les arbres sénescents et récemment morts. Il s'agit des utilisateurs primaires, soit les insectes phloeophages et xylophages qui se nourrissent du phloème et du cambium frais et des utilisateurs secondaires, soient les mycétophages qui se nourrissent des champignons de colorations qu'ils inoculent dans le bois et les prédateurs de ces groupes. Les coléoptères phloeophages et xylophages représentent donc un groupe d'insectes saproxyliques où on retrouve les premiers organismes à coloniser, à se nourrir et à se reproduire sur les arbres morts ou affaiblis (Harmon *et al.* 1986, Hanks 1999, Grove 2002). La phase adulte de ces insectes perceurs de bois ne dure que quelques semaines et consiste strictement à se disperser en vue de trouver un hôte dont le diamètre et l'état de décomposition soient adéquats pour ensuite s'accoupler. Ils peuvent toutefois passer plusieurs années à l'état larvaire dans le bois d'un seul hôte (Saint-Germain et Drapeau 2011). Dans beaucoup de cas, les mâles et les femelles adultes sont fortement attirés par l'hôte où ils se regroupent et s'accouplent, la copulation est brève et la période d'incubation des œufs est plus courte que chez les insectes des autres types d'hôtes. Ces comportements semblent accélérer le placement de la larve sur l'hôte ce qui constitue une adaptation importante puisque la première larve à coloniser un arbre aura accès à la meilleure ressource alimentaire et atteindra une taille avantageuse vis-à-vis de ses compétiteurs (Hanks 1999). Cette hâte peut s'expliquer par le fait que le phloème et le cambium dont ils se nourrissent sont plus éphémères que les autres tissus et possèdent une qualité nutritionnelle

supérieure (Harmon *et al.* 1986, Haack et Slansky 1987, Berg *et al.* 1994; Hanks 1999), ce qui en fait des ressources très prisées pour lesquelles il y a une forte compétition intra et interspécifique (Hanks 1999). Les premiers stades de décomposition sont donc habituellement dominés par une guildes nutritionnelle d'organismes saproxyliques très diverse et abondante (Saint-Germain *et al.* 2007a). Les résultats de Saint-Germain *et al.* (2007a) indiquent en effet que chez l'épinette, les assemblages d'espèces phloeophages et xylophages sont plus diversifiés et abondants dans les premiers stades de décomposition.

Les larves d'insectes saproxyliques qui se nourrissent de phloème ont besoin des glucides non-structuraux directement assimilables qui y sont encore présents pour leur développement (Chararas 1981). Les larves xylophages se nourrissant de bois sont pour leur part contraintes à digérer les glucides structuraux (Kukor *et al.* 1988). Les résultats de l'étude de Kukor *et al.* (1988) suggèrent que les enzymes fongiques ingérées par les Cerambycidae lors de leur alimentation sur le bois mort infesté de champignons augmentent l'efficacité de la digestion de la cellulose. Les insectes saproxyliques sont donc étroitement liés aux champignons. Les Scolytinae en apportent d'ailleurs avec eux, principalement des champignons de coloration («blue stain fungi»), comme outil d'attaque et source d'alimentation lors de la colonisation (Coulson 1979).

Adaptations sensorielles

Le caractère éphémère et imprévisible de la ressource en bois mort influence le comportement des espèces qui l'exploitent. Certaines études, telles que Joseph *et al.* (2001), Allison *et al.* (2004) et Dahsten *et al.* (2004), suggèrent

que les insectes s'orienteraient à distance vers un habitat adéquat selon les signaux chimiques qu'ils perçoivent pour ensuite sélectionner leur hôte en se posant aléatoirement (Saint-Germain *et al.* 2006, Saint-Germain *et al.* 2009). En effet, les conifères produisent des oléorésines composées principalement de monoterpènes et d'acides résiniques (Klepzig *et al.* 2005). Ces oléorésines protègent normalement l'arbre contre les envahisseurs. Toutefois, la diminution de la production de résine chez les arbres suite à un stress important procure une fenêtre d'opportunité pour la colonisation par les insectes. (Klepzig *et al.* 2005, Lombardero *et al.* 2006). Chez les conifères, les arbres récemment morts relâchent à la fois des monoterpènes, dont la quantité diminue avec le temps suite à la mort, et de l'éthanol qui n'était pas produit lorsque l'arbre était vigoureux (Chararas 1981). Les espèces saproxyliques d'hôtes stressés peuvent donc compter sur un signal chimique particulier pour la sélection de leur hôte (Saint-Germain *et al.* 2007a).

De plus, Allison *et al.* (2001) ont observé que certains insectes xylophages, tels que les Cerambycidae, avaient la capacité d'utiliser les kairomones produites par les scolytes pour trouver leur hôte. La présence de scolytes sur un hôte potentiel permettrait ainsi aux Cerambycidae de diminuer le coût de leur recherche de site de ponte.

La disponibilité de l'hôte représente tout de même une importante contrainte pour les espèces d'hôtes stressés puisqu'ils n'y sont réceptifs que pendant quelques semaines suite à la mort. Par exemple, selon l'étude de Alya et Hain (1985) les billes de bois coupées attiraient les femelles de *Monochamus* jusqu'à un maximum de 42 jours. Ces insectes ne vivent au stade adulte que brièvement. Ils émergent de leur hôte en mai et ont une période de vol restreinte (Alya et Hain 1985).

Une baisse drastique du bois mort en forêt aménagée pourrait affecter différemment les espèces saproxyliques selon le type de bois mort qu'elles colonisent. La fragmentation du couvert forestier âgé pourrait donc également affecter dans le temps la colonisation par les insectes des divers stades de décomposition du bois mort disponibles dans les forêts résiduelles (Saint-Germain *et al.* 2007a). En effet, les insectes saproxyliques dépendent d'une ressource variable et éphémère même en forêt naturelle non aménagée et même tous stades de dégradation confondus (Siitonen 2001, Sénécal *et al.* 2004). Cette ressource est donc d'autant plus rare lorsqu'on considère un stade de dégradation en particulier comme c'est le cas pour le bois sénéscent et récemment mort dont les phloeophages et xylophages sont spécialistes (Hanks 1999).

Capacité de dispersion

Dans un milieu où les habitats adéquats sont isolés les uns des autres, les organismes peuvent faire face à d'importantes contraintes de dispersion ce qui diminue grandement leur succès de colonisation (Hanski 1999). En plus d'affecter le succès de colonisation, la capacité de dispersion influence la connectivité fonctionnelle entre les parcelles, ainsi plus une espèce possède une grande capacité de dispersion plus les parcelles d'habitat sont fonctionnellement connectées pour celle-ci. Une plus grande connectivité fonctionnelle permet aux sous-populations des différentes parcelles d'habitats résiduels de fonctionner comme une métapopulation, c'est-à-dire comme des populations subdivisées, mais liées par la dispersion, qui permettent des échanges et évitent l'extinction locale dans les parcelles par des recolonisations répétées (With 1997). La capacité de dispersion des individus influence donc la capacité des populations à supporter les changements dans

leur environnement comme la perte d'habitat et la fragmentation de celui-ci (Thomas 2000). Chez les vertébrés, la dispersion d'une parcelle d'habitat à une autre est habituellement considérée comme étant coûteuse puisque les individus font alors face à une augmentation du taux de mortalité associé au risque plus élevé de prédation et aux coûts physiologiques liés au déplacement dans un habitat inconnu et possiblement hostile (Sutherland *et al.* 2000).

Certaines espèces sont plus susceptibles que d'autres à l'extinction dans un paysage modifié par l'homme. Cette susceptibilité dépendant entre autres de la spécialisation de l'espèce pour un habitat ou une niche particulière, de la taille de son domaine vital, de sa mobilité, de son aire de distribution, de la densité de sa population, de sa sensibilité à l'effet de lisière, de sa taille corporelle et de sa spécialisation alimentaire (Johns et Skorupa 1987, Brashares 2003, Koh *et al.* 2004, Cardillo *et al.* 2005, Kotiaho *et al.* 2005). L'habileté d'une espèce à résister aux modifications du paysage semble être liée à la mesure dans laquelle ces modifications causent la perte et l'isolement de l'habitat et, dans quelle mesure les processus biologiques et interspécifiques de cette espèce sont perturbés (Fischer et Lindenmayer 2007).

Dans le cas des insectes saproxyliques, beaucoup d'espèces ne s'alimentent pas au stade adulte (Hanks 1999). Ils sont donc limités aux réserves lipidiques accumulées au stade larvaire, ces réserves doivent leur servir à la fois à la dispersion, à la reproduction et possiblement en cas de compétition intraspécifique. Selon l'étude de Jactel (1993), il semble exister chez certains scolytes une relation positive entre la quantité moyenne de lipides et la tendance à effectuer de longs vols de dispersion. Des habitats adéquats trop éloignés les uns des autres pourraient donc entraîner une surutilisation de

ces réserves ce qui pourrait affecter leur succès de reproduction. La perte et la fragmentation de l'habitat peuvent ainsi causer une hausse du coût énergétique nécessaire à la recherche de nourriture et à la dispersion si les organismes doivent faire des détours afin d'éviter la matrice par exemple (Desrochers et Hannon 1997). Si les parcelles d'habitats résiduels sont trop isolées, le coût associé à la dispersion peut même devenir trop élevé pour y maintenir à long terme les populations de certaines espèces (Saint-Germain et Drapeau 2011). Certains de ces mécanismes interagissent fortement avec plusieurs traits d'histoire de vie, cet impact est donc susceptible de varier d'une espèce à l'autre (Saint-Germain et Drapeau 2011). Puisque les insectes saproxyliques d'hôtes récemment morts dépendent d'un habitat qui est variable dans le temps et l'espace (Sénécal *et al.* 2004), on soupçonne qu'ils aient développé une bonne capacité de dispersion. Il s'agit là possiblement d'une adaptation aux régimes de perturbations, tels que les feux de forêt, qui les contraignent à parcourir de grandes distances afin de trouver un milieu riche en hôtes potentiels (Saint-Germain *et al.* 2004a,b). Les espèces saproxyliques de la forêt boréale sont en effet souvent observées ou capturées lors de leur dispersion en milieu ouvert (Saint-Germain *et al.* 2004a, 2004b, Webb *et al.* 2008). La ressource en bois mort dicte ainsi le comportement de dispersion des insectes et on observe que la grande capacité de dispersion des espèces d'hôtes stressés ou récemment morts est une adaptation nécessaire puisque les adultes doivent se disperser entre leur source de nourriture et leur hôte quand ils s'accouplent et pondent (Hanks 1999). La capacité de dispersion constitue un important trait d'histoire de vie qui influence la résilience des espèces à la perte et à la fragmentation de leur habitat (Fischer et Lindenmayer 2007).

Importance de l'étude

La loi sur l'aménagement durable du territoire forestier entrée en vigueur le 1^{er} avril 2013, se base en partie sur le principe d'aménagement écosystémique afin d'aménager la forêt de manière durable. Cette loi stipule que l'aménagement écosystémique « [...] consiste à assurer le maintien de la biodiversité et la viabilité des écosystèmes en diminuant les écarts entre la forêt aménagée et la forêt naturelle » (art. 4, 2) (Jetté *et al.* 2013). Dans cette optique, la présente étude vise à documenter l'impact de la perte de couvert forestier sur la biodiversité et plus précisément sur la biodiversité associée au bois sénescant et mort.

On reconnaît maintenant la grande valeur écologique du bois mort et l'importance de cette ressource pour les insectes qui lui sont associés (Langor et Spence 2006). En Europe du Nord, les insectes saproxyliques figurent d'ailleurs parmi les groupes les plus sensibles à l'aménagement forestier (Siitonen 2001). Pour ces raisons, le potentiel des coléoptères saproxyliques à jouer un rôle d'indicateurs écologiques est de plus en plus étudié au Canada (Hammond 1997, Spence *et al.* 1997, Hammond *et al.* 2001, Jacobs *et al.* 2007, Langor *et al.* 2008). La présente étude s'intéresse aux coléoptères associés aux arbres sénescents ou récemment morts. Certaines études réalisées en Fennoscandinavie ont mis à jour la sensibilité potentielle des coléoptères phloeophages et xylophages à l'aménagement (Siitonen 2001). C'est le cas entre autres de certaines espèces du genre *Acmaeops* qui y sont sur la liste rouge des espèces menacées (Hyvarinen 2005, Fossestol et Sverdrup-Thygeson 2009). Il est donc important de mieux documenter l'écologie et le comportement de ces insectes afin de pouvoir en assurer adéquatement la conservation.

On peut présumer que les coléoptères saproxyliques étudiés ici sont aptes à disperser puisqu'ils doivent nécessairement le faire pour se reproduire, l'hôte duquel ils émergent n'étant plus adéquat pour la prochaine génération. Dans le contexte d'aménagement forestier actuel, il est néanmoins important de déterminer ce qui est susceptible de limiter le succès de colonisation de ces organismes. Ces connaissances permettraient d'établir des lignes directrices pour l'aménagement écosystémique des forêts afin d'assurer un meilleur maintien de la biodiversité associée au bois sénescant et mort et ainsi éviter le phénomène d'extinction de la faune saproxylique observé en Europe du nord. Pour se faire, il est essentiel de comparer leur réponse à la disponibilité en hôtes propices tant à l'échelle locale (densité, volume, diamètre et dégradation du bois mort présent dans la parcelle) qu'à l'échelle du paysage (quantité de forêt âgée au pourtour des parcelles et distance des habitats résiduels aux massifs forestiers non coupés).

Objectifs de l'étude

La présente étude a pour objectif de mesurer l'impact de l'isolement et de la configuration spatiale des habitats résiduels sur la diversité biologique des parcelles résiduelles de peuplements âgés en forêt boréale aménagée au moyen d'un groupe indicateur, les coléoptères phloeophages et xylophages.

Plus précisément, cette étude vise à : (1) évaluer la capacité de ces insectes à coloniser les habitats résiduels en fonction de la disponibilité d'arbres sénescents et morts (hôtes potentiels), (2) évaluer comment cette capacité de colonisation varie en fonction de la quantité de forêt âgée dans la matrice aménagée et de l'isolement des forêts résiduelles aux massifs non coupés, (3) mesurer l'effet du temps depuis la mort des arbres (coupe) sur la

colonisation par ces insectes dans les habitats résiduels pour mieux documenter la séquence de colonisation initiale suite à la mort de l'arbre.

En fonction de ces objectifs, nous prévoyons que (1) la richesse et la composition en espèces des communautés dans les habitats résiduels répondront positivement à la disponibilité locale d'hôtes propices et à la quantité de forêt âgée dans le paysage, (2) la richesse et la composition en espèces des communautés répondront négativement à l'isolement accru des habitats résiduels dans les agglomérations de coupes, et (3) la composition spécifique des communautés sera différente selon le temps depuis la mort de l'arbre hôte, avec plus d'insectes phloeophages dans les arbres coupés échantillonnés 4 et 12 mois après la coupe que dans les arbres échantillonnés 16 mois après la coupe.

CHAPITRE I

COLONISATION ET DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES POPULATIONS D'INSECTES SAPROXYLIQUES DANS LES HABITATS RÉSIDUELS EN FORÊT BORÉALE AMÉNAGÉE

Anne Piuze-Paquet^{1,2}, Pierre Drapeau^{1,2} et Michel Saint-Germain^{2,3}

¹Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable, Université du Québec à Montréal, Département des Sciences Biologiques, CP 8888, Succursale Centre-Ville, Montréal, Qc, Canada, H3P 3P8.

²Centre d'étude de la forêt, Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, Département des Sciences Biologiques, CP 8888, Succursale Centre-Ville, Montréal, Qc, Canada, H3P 3P8.

³Service canadien de la faune, région du Québec, Environnement Canada, 801 - 1550, avenue d'Estimauville, Québec, QC, Canada, G1J 0C3

1.1 Résumé

L'aménagement de la forêt boréale, particulièrement lorsqu'il a pour but l'extraction de bois sur une base soutenue, transforme profondément le paysage. La perte et la fragmentation de l'habitat ainsi que le rajeunissement de la matrice forestière augmentent les contraintes de dispersion des organismes et réduisent la disponibilité de certains éléments d'habitats associés aux forêts matures et âgées, tel le bois mort. L'objectif de la présente étude est de mesurer la capacité des organismes dépendants du bois mort, les coléoptères phloeophages et xylophages dans ce cas-ci, à coloniser les parcelles de forêt résiduelle âgée en fonction de la quantité de bois mort disponible, de la quantité de vieilles forêts dans le paysage, de l'isolement des forêts résiduelles dans l'agglomération de coupes et du temps depuis la mort de l'arbre hôte. Nous avons mis en place un dispositif expérimental de 30 parcelles dans lesquelles nous avons créé 3 ou 6 souches hautes d'épinettes noires. Chaque souche a été écorcée 4, 12 ou 16 mois après sa création. Les coléoptères aux stades adulte et larvaire présents sous l'écorce ont été recueillis et identifiés. Les résultats obtenus indiquent que la composition et la richesse des assemblages sont principalement associées aux attributs de l'hôte et plus particulièrement au temps depuis la mort des arbres. La composition des assemblages est faiblement associée à la quantité de forêt âgée dans le paysage. L'isolement des forêts résiduelles aux massifs non coupés ne montre pas d'effet sur la richesse et la composition des communautés d'insectes saproxyliques. L'aménagement forestier actuel dans ce secteur d'étude ne semble donc pas représenter une contrainte à la colonisation pour les coléoptères phloeophages et xylophages dépendant d'arbres récemment morts.

Mots clés : *Forêt âgée, insectes saproxyliques, bois mort*

1.2 Introduction

Le bois mort est un élément essentiel pour plusieurs organismes en forêt boréale (Siitonen 2001, Grove 2002). De nombreux organismes, dits « saproxyliques », en dépendent pour au moins une partie de leur cycle de vie (Speight 1989), que ce soit comme abri, comme milieu de vie, comme substrat pour une source d'alimentation intermédiaire ou pour consommation directe. En plus de représenter une ressource alimentaire importante pour les oiseaux tels que les pics (Murphy et Lehnhausen 1998, Nappi *et al.* 2003, 2010), les coléoptères saproxyliques sont partie intégrante des processus écologiques qui ont cours dans l'écosystème forestier âgé par leur participation à la décomposition du bois et leur rôle fonctionnel important dans le recyclage des nutriments (Grove 2002). Ils représentent un groupe fonctionnel diversifié, riche en espèces qui partagent une dépendance pour le bois mort et les arbres matures et sénescents qui le génèrent (Grove 2002). Plusieurs de ces espèces, particulièrement parmi les phloeophages et xylophages, sont les premiers organismes à coloniser le bois sénescant et récemment mort. Leurs larves sont particulièrement dépendantes de cette ressource (Gardiner 1957, Haack et Slansky 1987). De par cette association étroite, les coléoptères saproxyliques sont largement considérés comme un groupe indicateur des forêts âgées riches en bois mort et des espèces qui y sont associées (Siitonen 2001, Nilsson *et al.* 2002; Similä *et al.* 2002; Hyvarinen *et al.* 2005).

Les forêts vertes âgées représentent la source la plus stable et soutenue de bois sénescant et mort (Nilsson et Baranowski 1997), et ce grâce à la mort asynchrone des vieux arbres qui renouvellent régulièrement cette ressource. Cependant, les pratiques forestières actuelles homogénéisent le paysage en ne basant pas la longueur d'une rotation de récolte sur les cycles de

perturbations naturelles (Drapeau *et al.* 2003, 2009). On observe donc un rajeunissement généralisé du couvert forestier à l'échelle du paysage. Cette raréfaction des forêts âgées dans le paysage s'accompagne généralement d'une baisse considérable du volume de bois mort (Siitonen 2001, Grove 2002, Ranius *et al.* 2003; Bergeron *et al.* 2007), étant donné que les forêts plus jeunes produisent moins de bois mort, et, plus particulièrement, moins de bois mort de gros diamètre (Ranius *et al.* 2003). Cette diminution de la disponibilité en bois mort est considérée comme l'une des principales causes de la perte de la diversité biologique dans les forêts aménagées à l'échelle mondiale (Berg *et al.* 1994; Drapeau *et al.* 2009). Les insectes saproxyliques sont particulièrement susceptibles à cette diminution de la disponibilité en bois mort (Siitonen 2001). En effet, en Fennoscandinavie, où une baisse de la quantité de bois mort en forêt aménagée allant jusqu'à 98% de la quantité retrouvée en forêt naturelle a été observée, plusieurs espèces de coléoptères saproxyliques sont menacées d'extinction (Siitonen 2001).

Peu d'études ont évalué la capacité de colonisation des habitats résiduels par les coléoptères saproxyliques phloeophages et xylophages dans la forêt boréale aménagée résineuse verte de l'est du Canada. Notons que des études traitent toutefois de leur réponse à la perte d'habitat et à la fragmentation en forêt boréale mixte (Saint-Germain et Drapeau 2011) et en forêt boréale brûlée (Saint-Germain *et al.* 2013). Plusieurs coléoptères phloeophages et xylophages sont pyrophiles (Gardiner 1957, Allison *et al.* 2001), d'où l'intérêt marqué d'étudier leur dynamique en forêt brûlée. Toutefois, en absence de feux, ces insectes ont potentiellement besoin du bois sénescant et mort de la forêt verte pour assurer leur reproduction (Saint-Germain *et al.* 2004b, 2008).

Les travaux réalisés sur l'entomofaune saproxylique en forêt boréale fennoscandinave ont fait état des effets négatifs de la perte et de la fragmentation du couvert forestier âgé induit par les approches conventionnelles d'aménagement forestier qui ont altéré la disponibilité du bois sénescant et mort dans cette forêt depuis deux siècles (Esseen *et al.* 1997; Stockland *et al.* 2012). Plusieurs espèces liées au bois mort sont conséquemment menacées d'extinction en Europe (Siitonen 2001). Cette baisse drastique du bois mort en forêt aménagée pourrait affecter différemment les espèces saproxyliques selon le moment où elles colonisent le bois mort puisqu'un des principaux facteurs déterminant la composition en espèce d'un hôte est le stade de dégradation du bois (Siitonen 2001). La présente étude vise les premiers colonisateurs du bois mort, c'est-à-dire les insectes (coléoptères dans ce cas-ci) qui dépendent des arbres sénescents ou récemment morts. Ces insectes se nourrissent du phloème et du cambium de l'arbre, des tissus éphémères, mais de grande qualité nutritionnelle pour des tissus ligneux (Harmon *et al.* 1986, Hanks 1999). Les larves d'insectes saproxyliques qui s'en nourrissent ont besoin des glucides non-structuraux directement assimilables qui y sont encore présents pour leur développement (Chararas 1981). La disponibilité de l'hôte représente une contrainte potentielle pour ces espèces comme c'est le cas des coléoptères phloeophages et xylophages. Ils n'y sont réceptifs que pendant une période de temps limitée suite à la mort de l'arbre après quoi l'hôte n'est plus dans un état physiologique adéquat pour l'alimentation des jeunes larves (Alya et Hain 1985). Il s'agit donc du stade de décomposition de bois mort dont la disponibilité est la plus sujette à des fluctuations importantes dans le temps et dans l'espace.

Afin de limiter les effets négatifs des pratiques sylvicoles sur la biodiversité des milieux forestiers, une approche écosystémique d'aménagement forestier

(Gauthier *et al.* 2008) propose un changement fondamental en foresterie pour l'écosystème boréal, soit l'accroissement de la quantité de forêt âgée en territoire aménagé et, en corolaire, que la rétention accrue d'arbres vivants et morts devienne une considération importante en aménagement forestier (Drapeau *et al.* 2009). Dans ce nouveau contexte d'aménagement forestier, il s'avère important de comprendre comment les modes de dispersion des coupes passées affectent les processus écologiques de la colonisation et la dynamique des populations de coléoptères saproxyliques en forêt boréale aménagée afin d'éclairer les nouvelles pratiques d'aménagement forestier.

La présente étude a pour objectif de mesurer l'impact de l'isolement et de la configuration spatiale des habitats résiduels sur la diversité biologique des parcelles résiduelles de peuplements âgés en forêt boréale aménagée au moyen d'un groupe indicateur, les coléoptères phloeophages et xylophages. Plus précisément, cette étude vise à : (1) évaluer la capacité de ces insectes à coloniser les habitats résiduels en fonction de la disponibilité d'arbres sénescents et morts (hôtes potentiels), (2) évaluer comment cette capacité de colonisation varie en fonction de la quantité de forêt âgée dans la matrice aménagée et de l'isolement des forêts résiduelles aux massifs non coupés, (3) mesurer l'effet du temps depuis la mort des arbres (coupe) sur la colonisation par ces insectes dans les habitats résiduels pour mieux documenter la séquence de colonisation initiale suite à la mort de l'arbre.

En fonction de ces objectifs, nous prévoyons que (1) la richesse et la composition en espèces des communautés dans les habitats résiduels répondront positivement à la disponibilité d'hôtes propices et à la quantité de forêt âgée dans le paysage, (2) la richesse et la composition en espèces des communautés répondront négativement à l'isolement accru des habitats résiduels dans les agglomérations de coupes, et (3) la composition spécifique des communautés sera différente selon le temps depuis la mort de l'arbre

hôte, avec plus d'insectes phloeophages dans les arbres coupés échantillonnés 4 et 12 mois après la coupe que dans les arbres échantillonnés 16 mois après la coupe.

1.3 Méthodes

Cette étude a été menée dans le sous-domaine bioclimacique de la pessière à mousses de l'est de la forêt boréale du Canada; soit dans la région administrative du Saguenay-Lac-Saint-Jean au Québec (48° 65' N 71° 45' O et 51° 13' N 69° 96' O) (Figure 1). Le paysage est principalement dominé par des peuplements d'épinette noire [*Picea mariana* (Mill.)], mais on y retrouve aussi du sapin baumier [*Abies balsamea* (L.)], du pin gris [*Pinus banksiana* (Lamb.)] et du peuplier faux-trembles [*Populus tremuloides* (Michx.)]. Les perturbations qui affectent ce territoire sont d'ordre naturel; soit les feux (cycle de 270 ans), le chablis et les épidémies d'insectes, et anthropiques; principalement les coupes forestières (Boucher *et al.* 2011, Morneau et Landry 2007). Il s'agit d'un territoire antérieurement aménagé par agglomérations de coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS) avec des habitats linéaires (séparateurs secs et bandes riveraines) dont la largeur était régie par le règlement des normes d'intervention en forêt publique (RNI). De plus certaines agglomérations de coupes comptaient de la rétention d'habitats en parcelles de taille variable. L'aire d'étude comprend 3 agglomérations de coupe (523 km², 1008 km² et 1117 km²) et 3 massifs forestiers (>30 km²). Nos sites d'échantillonnage étaient situés dans les unités d'aménagement forestier UAF 24-52, 24-52 et 27-51. Les cartes écoforestières du troisième inventaire décennal indique que 72% des coupes de ces agglomérations ont été effectuées entre 1988 et 2000 (MRNF 2009). Les peuplements âgés présents sur le territoire sont estimés à 101 ans et plus (Boucher *et al.* 2011). On retrouve aussi dans les agglomérations de

coupes et les territoires adjacents non récoltés des habitats résiduels dans les classes d'âge 90, 70, 50, 30 et 10 ans. Dans le cadre de cette étude, la forêt âgée considérée regroupait tous les peuplements résineux dont la dernière perturbation remonte à 90 ans et plus.

Organismes cibles

La présente étude s'intéresse aux coléoptères saproxyliques phloeophages et xylophages associés aux arbres sénescents ou récemment morts, et dans une moindre mesure les espèces qui leur sont associées (e.g. prédateurs). Les coléoptères phloeophages, et certains xylophages dont les premiers stades larvaires utilisent les tissus subcorticaux, sont généralement les premiers organismes à coloniser, à se nourrir et à se reproduire sur les arbres morts ou affaiblis (Harmon et al. 1986, Hanks 1999, Grove 2002, Saint-Germain *et al.* 2007a). Parmi les coléoptères associés au bois sénescents, on retrouve principalement des espèces appartenant aux familles des Cerambycidae, Buprestidae et Curculionidae (incl. Scolytinae) ainsi que leurs prédateurs, principalement des Staphylinidae. Afin de déterminer la composition en espèces et l'abondance des spécimens de Cerambycidae au stade larvaire, chacun des spécimens récoltés a été identifié à l'espèce à l'aide des clés d'identification de Craighead (1923). Pour ce qui est des autres familles d'insectes saproxyliques, les spécimens au stade larvaire n'ont pas pu être identifiés à l'espèce, les Buprestidae l'étant au genre, les Curculionidae à la famille ou à la sous-famille (Scolytinae). Les spécimens au stade adulte ont été identifiés à l'espèce à l'exception de quelques taxons qui ont été identifiés à des niveaux taxonomiques supérieurs.

Plan d'échantillonnage

Pour aborder nos questions de recherche, nous avons mis en place un dispositif expérimental où nous avons induit la mort de tiges en coupant les arbres et en laissant sur pied des souches hautes permettant leur colonisation par les insectes saproxyliques. Cette expérience a été réalisée dans 30 sites se trouvant à des distances variables de massifs forestiers, (localisés respectivement au nord, à l'est et à l'ouest de notre secteur d'étude). Nous avons localisé 10 sites par secteur (nord, est et ouest) dans des peuplements résiduels de tailles variables, mais tous âgés de plus de 90 ans (Figure1). Les sites choisis étaient distants d'un minimum de 5 km le long d'un axe routier généralement perpendiculaire au massif forestier non coupé à l'extérieur de l'agglomération de coupe. Pour chacun des 30 sites, 3 épinettes noires (A, B et C) ont été coupées au printemps 2012 et pour 15 de ces 30 sites, trois autres épinettes noires (D, E et F) ont été coupées à l'automne 2012. Chaque arbre a été tué en coupant la cime (~120-150 cm de hauteur) afin de reproduire une dynamique de souche haute créée par le vent. Cette méthode diffère de celle utilisée par Aylward et Hain (1985) où des billes fraîchement coupées ont été suspendues. Dans le cas de notre étude, le lien avec système racinaire a été maintenu, prolongeant possiblement la vie physiologique de la tige et donc l'effet attractif de la souche sur les coléoptères phloeophages et xylophages. Chaque souche haute a été écorcé du sol jusqu'à une hauteur d'un mètre pour en récolter les insectes. Cette méthode permet d'établir un lien trophique direct entre les individus capturés et l'hôte. L'identification des spécimens au stade larvaire est toutefois plus difficile. L'échantillonnage des insectes s'est déroulé en septembre 2012 et 2013.

Caractérisation de l'arbre hôte

Des analyses dendrochronologiques ont été effectuées afin de mesurer certaines variables propres aux arbres hôtes échantillonnés. L'âge a ainsi été déterminé grâce au nombre de cernes de croissance. La croissance moyenne de l'arbre a été calculée selon la largeur des anneaux de croissance des derniers 10 ans. La largeur des anneaux a été mesurée à 4 points différents et distants d'environ 90° sur chacun des disques en utilisant un stéréomicroscope et un logiciel de mesure des anneaux. La moyenne des mesures aux 4 points a été utilisée pour le calcul de la croissance moyenne de chaque arbre (selon Reid et Robb 1999). Cette variable a été considérée dans la présente étude puisqu'il a été observé que les arbres ayant une plus forte croissance dans les 10 dernières années avant leur mort assuraient un meilleur succès reproducteur à certains insectes saproxyliques (Reid et Robb 1999). La surface terrière de l'arbre hôte a été calculée en utilisant l'équation de l'aire d'un cercle.

Caractérisation de la végétation dans les parcelles résiduelles

Un inventaire de la végétation de chacune des parcelles a permis d'évaluer la disponibilité des substrats hôtes (arbres sénescents et morts) pour les insectes saproxyliques en mesurant la structure et la composition du bois vivant et mort au sein des habitats résiduels.

Puisque la matrice est majoritairement constituée de coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS) datant de 5-10 ans où on ne retrouve pas d'arbres récemment morts dans les parterres de coupe, la caractérisation de la végétation a été effectuée dans les forêts résiduelles au moyen d'un

quadrat de 0,02 ha. Dans chacun des quadrats, pour chaque tige sur pied de plus de 5 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP), l'espèce d'arbre et son état (vivant ou mort) ont été notés selon la classification d'Imbeau et Desrochers (2002). Nous avons également évalué le stade de dégradation du bois mort au sol selon la classification de Söderström (1988) et mesuré le diamètre à la base et à la pointe des tiges de bois mort au sol afin de calculer le volume de bois mort au sol grâce à l'équation d'un cône (selon Siitonen *et al.* 2000, Boulanger *et al.* 2010). De plus, l'orientation de la bordure (azimut vers l'ouverture perpendiculaire à la bordure) a été déterminée puisque l'exposition au soleil peut jouer un rôle dans la sélection d'hôte pour certaines espèces.

Caractérisation du couvert forestier à l'échelle du paysage

Dans le but d'étudier la réponse des organismes à la perte d'habitat, le pourcentage de couvert résiduel formé de peuplements résineux âgés d'un minimum de 90 ans, tels qu'identifiés sur les cartes écoforestières numérisées, a été mesuré. Cette mesure a été effectuée à trois différentes échelles spatiales choisies selon les résultats des études de Holland *et al.* (2004, 2005) soit: à des rayons de 500m, 1000m et 2000m autour des parcelles échantillonnées, pour tenir compte des différences potentielles dans l'échelle de réponse des espèces inventoriées. Holland *et al.* (2004 et 2005) ont en effet démontré que différentes espèces de Cerambycidae répondaient à la configuration du paysage à différentes échelles spatiales. Ces analyses ont été faites en superposant les cartes écoforestières (fournies par ARBEC et Produits forestiers Résolu) aux images satellitaires de la région étudiée au moyen du logiciel ArcGIS.

La quantité de couvert de forêt âgée a été divisée en deux catégories selon qu'il s'agisse d'habitat d'intérieur (plus de 200 m d'une bordure, selon Webb *et al.* 2008) ou en lisière puisque certaines espèces d'insectes saproxyliques sont plus susceptibles de se retrouver dans des sites appartenant à l'une ou l'autre de ces catégories. L'étude de Moretti *et al.* (2004) permet d'ailleurs de croire que les perturbations telles que les feux tendent à favoriser les espèces associées aux habitats ouverts ou de lisière. Les variables mesurées dans nos sites d'étude ont été classifiées selon trois catégories, soient les «attributs de l'arbre hôte», le «contexte local» et le «contexte du paysage et de l'isolement des habitats résiduels» (Tableau 1).

Effet du temps depuis la mort des tiges

Tel que mentionné précédemment, pour chacun des 30 sites, 3 épinettes noires (A, B et C) ont été coupées au printemps 2012 et pour 15 de ces 30 sites, trois autres épinettes noires (D, E et F) ont été coupées à l'automne 2012. L'échantillonnage des insectes s'est déroulé en septembre 2012 à 15 des 30 sites (la moitié des arbres A, B et C) et en septembre 2013 pour l'ensemble des 30 sites (la deuxième moitié des arbres A, B et C ainsi que les arbres D, E et F). Ce plan d'échantillonnage, où on retrouve un gradient de temps depuis la mort de l'arbre, nous a permis d'en évaluer l'impact sur la composition des communautés. La séquence de colonisation suivant la mort de l'arbre, au sein même du groupe des espèces d'hôtes stressés est peu connue et constitue donc un aspect à documenter. Ainsi, 45 arbres ont été échantillonnés pour chacune des périodes, soit 4, 12 et 16 mois suite à la mort de l'arbre.

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées sur les données d'occurrence des espèces au stade larvaire et au stade adulte séparément. Des analyses canoniques de redondance ont été effectuées pour comparer la composition spécifique des communautés des différents sites selon (1) leur volume de bois mort au sol et sur pied à l'intérieur des parcelles de forêts résiduelles, (2) la quantité de forêt âgée au pourtour de nos forêts résiduelles à trois échelles d'observation, soit 500m, 1000m et 2000m, (3) l'isolement de la forêt résiduelle des massifs forestiers non coupés (distance au massif) et (4) le temps depuis la mort des arbres hôtes. Ces analyses ont par le fait même permis de déterminer quelles variables expliquaient le plus la variation de la composition en espèces des assemblages à diverses échelles spatiales et temporelles. Pour ce faire, une sélection de variables a été effectuée à l'aide de la fonction `forward.sel` de la librairie «`packfor` » (Dray 2007) du logiciel R (R software v. 2.15.2; R Development Core Team, 2012). Une analyse canonique de redondance a par la suite été effectuée sur les variables sélectionnées et la signification statistique de cette analyse a été testée.

Pour comparer la richesse en espèces en fonction de la disponibilité d'hôtes potentiels, de la quantité d'habitat âgé à différentes échelles, du temps depuis la mort de l'hôte, ainsi que de l'effet d'isolement des habitats résiduels, des analyses de régressions ont été effectuées avec la fonction `glm` de la librairie «`stats`» du logiciel R. Des régressions simples avec distribution de Poisson et ajustement pour la surdispersion ($\hat{c} > 1$ mais < 4) ont premièrement été réalisées sur toutes les variables de l'étude et des Pseudo R^2 ont été calculés. Ensuite, les variables ont été groupées par catégorie (attributs de l'arbre, contexte local et contexte du paysage et de

l'isolement) et un modèle de régressions multiples (distribution de Poisson) avec sélection «pas à pas» a été effectué pour chaque catégorie en utilisant uniquement les variables qui ont montré une relation significative ($p \leq 0.05$) avec la richesse lors des analyses de régression simple effectuées précédemment. Un Pseudo R^2 a aussi été calculé pour ces régressions multiples.

Afin d'examiner les réponses individuelles des principales espèces à l'isolement et à la quantité de forêt résiduelle, des analyses de régressions ont été effectuées avec la fonction glm de la librairie «stats» du logiciel R. Des régressions simples avec distribution de Poisson et ajustement pour la surdispersion ($\hat{c} > 1$ mais < 4) ont ainsi été réalisées sur toutes les variables explicatives de l'étude en utilisant les données d'abondance. Pour ce qui est des données d'occurrence, des régressions logistiques quasi-binomiales ont été effectuées.

Enfin, pour déterminer s'il existe des espèces associées aux trois différents temps depuis la mort de l'arbre, la méthode de valeur indicative IndVal (Dufrêne et Legendre 1997) a été utilisée. Les analyses ont été effectuées avec la fonction multipatt de la librairie «indicspecies» (De Cáceres et Legendre 2009, De Cáceres 2010) du logiciel R.

1.4 Résultats

Composition des communautés de coléoptères xylophages et phloeophages

L'écorçage des arbres abattus expérimentalement a permis de dénombrer 9038 individus, soit 5712 individus au stade larvaire appartenant à 3 familles et 3326 individus au stade adulte appartenant à 8 familles.

Les Cerambycidae capturés au stade larvaire appartiennent à 13 espèces différentes. De ces 13 espèces, on en retrouve 4 qui montrent une abondance globale de plus de 50 individus. Ces espèces sont : *Rhagium inquisitor* (Linnaeus) (279 individus), *Tetropium cinnamopterum* Kirby (168 individus), *Acmaeops proteus* (Kirby) (139 individus) et *Stictoleptura canadensis* (Olivier) (63 individus). *R. inquisitor* et *T. cinnamopterum* sont souvent observées en forêt brûlée sur des arbres stressés ou très récemment morts, mais ne sont pas considérées comme spécifiquement associées à cette perturbation (Craighead 1923, Gardiner 1957, Saint-Germain *et al.* 2004a, Hyvärinen *et al.* 2005) alors qu'*A. proteus* est une espèce fortement associée aux forêts brûlées (Allison *et al.* 2004; Saint-Germain *et al.* 2004a; Boucher *et al.* 2012). *S. canadensis* se reproduit sur des arbres morts et n'est pas considérée comme une espèce associée aux forêts brûlées bien qu'on puisse l'y retrouver (Boucher *et al.* 2012; Saint-Germain *et al.* 2007a).

L'écorçage a aussi permis de dénombrer des coléoptères au stade adulte, soit 9 espèces de Curculionidae (incluant 8 espèces de Scolytinae), 4 espèces de Staphylinidae, 3 espèces de Nitidulidae, 2 espèces d'Histeridae ainsi qu'une espèce de chacune des familles suivantes : Cleridae, Melandryidae, Monotomidae et Scirtidae. De ces 22 espèces, quatre

présentent une abondance globale de plus de 150 individus. Ces espèces sont : *Orthotomicus caelatus* (Eichhoff) (1257 individus), *Dryocoetes affaber* (Mannerheim) (865 individus), *Crypturgus borealis* Swaine (572 individus) et *Trypodendron lineatum* (Olivier) (269 individus). Les insectes retrouvés au stade adulte sont principalement des scolytes ou leurs prédateurs. Contrairement aux individus récoltés au stade larvaire, il n'est toutefois pas possible de déterminer s'il s'agit d'individus récemment arrivés pour se reproduire ou d'individus ayant émergés de l'arbre. Il s'agit toutefois d'individus récoltés sous l'écorce, on peut donc présumer qu'ils sont directement associés à la communauté saproxylique étudiée.

La composition des assemblages d'espèces au stade larvaire ne montre pas de tendances marquées à être structurée par la distance aux massifs. Sur le plan d'ordination provenant de l'analyse de redondance canonique les arbres hôtes échantillonnés ne montrent pas des patrons agrégés en fonction de leur distance géographique aux massifs (Figure 2a). Il en va de même pour la dispersion des arbres hôtes en fonction du temps depuis leur mort. Ces derniers sont regroupés le long du premier axe et sont surtout dispersés sur l'axe 2. Toutefois, on ne peut déceler une tendance avec le temps depuis la mort de l'arbre pour ce qui est de la composition des assemblages de ces insectes pour leur stade larvaire (Figure 2a).

La composition des assemblages d'espèces au stade adulte montre une tendance à ce que les arbres hôtes abattus depuis plus longtemps soient distribués dans les quadrants de droite du plan d'ordination résultant de l'analyse de redondance canonique (Figure 2b). L'ordination révèle également une tendance au regroupement des arbres hôtes éloignés des massifs dans les quadrants supérieurs (Figure 2b).

Impact de l'isolement et de la configuration spatiale des habitats résiduels sur la composition des communautés

Pour ce qui est des coléoptères xylophages et phloeophages au stade larvaire, l'analyse canonique de redondance a généré 5 axes canoniques qui expliquent 16,42% de la variance dans la composition en espèces des communautés de coléoptères qui colonisent les arbres morts de nos forêts résiduelles. Les deux premiers axes canoniques expliquent respectivement 10,56% et 2,78% de la variance de la matrice des coléoptères au stade larvaire (Figure 3a). La valeur du R^2 ajusté est de 0,149 ($p=0,005$).

L'analyse canonique de redondance a permis de faire ressortir 5 variables d'intérêt expliquant la plus grande partie de la variance de la matrice de variables réponses. Ces variables sont les suivantes : le temps depuis la mort de l'arbre (Axe 1: 0.806), la surface terrière de l'arbre hôte (Axe 1: 0.691), la superficie de forêt mature et âgée dans un rayon de 1 km au pourtour du site d'échantillonnage (Axe 2: 0.751) le volume de bois mort au sol de catégorie de dégradation 2 (Axe 2: 0.745) et dans une moindre mesure, le pourcentage de forêt mature et âgée dans un rayon de 500 m au pourtour du site d'échantillonnage (Axe 2: 0.411). L'occurrence d'*A. proteus* est positivement associée à la superficie de forêt âgée d'intérieur (Axe 2: 0.24) alors que *R. inquisitor* y est négativement associé (Axe 2: 0.22). L'isolement de nos forêts résiduelles mesuré par la distance de nos sites aux massifs forestiers adjacents aux agglomérations de coupes n'était significatif sur aucun des axes canoniques.

Pour ce qui est des coléoptères saproxyliques au stade adulte, l'analyse canonique de redondance a généré 5 axes canoniques. Les axes canoniques expliquent 15,27% de la variance dans la composition en espèces. Les deux

premiers axes canoniques expliquent respectivement 9.64% et 4.04% de la variance (Figure 3b). La valeur du R^2 ajusté pour les deux premiers axes est de 0,156 ($p=0,005$). Les variables d'intérêt expliquant la plus grande partie de la variance de la matrice de variables réponses sont les suivantes : le temps depuis la mort de l'arbre (Axe 1: 0.876), la surface terrière de l'arbre hôte (Axe 1: 0.610), le volume de bois mort au sol de catégorie de dégradation 2 (Axe 2: 0.719), la superficie de forêt mature et âgée dans un rayon de 1 km au pourtour du site d'échantillonnage (Axe 2: 0.673) et plus faiblement la distance entre le massif forestier le plus proche et l'arbre hôte (Axe 2: 0.322).

Impact de l'isolement et de la configuration spatiale des habitats résiduels sur la richesse des communautés

Dans le cas des spécimens à l'état larvaire, les analyses de régression simple de la richesse spécifique en fonction des variables explicatives ont révélé une seule relation significative, soit une relation positive entre la richesse en espèces et le volume de bois mort au sol de catégorie de dégradation 3 à 5 (Pseudo $R^2=0.042$, $p=0.032$, $n=135$) (Figure 4, Tableau 4a). Les analyses de régression simple n'ont révélé aucune relation significative entre la richesse spécifique au stade larvaire et les variables du contexte du paysage ou de l'isolement des parcelles (Tableau 4a).

La richesse des communautés de coléoptères phloeophages et xylophages est toutefois significativement associée aux attributs de l'arbre hôte, soit son âge (Pseudo $R^2 =0.113$, $p<0.001$, $n=135$), sa surface terrière (Pseudo $R^2=0.173$, $p<0.001$, $n=135$), sa croissance moyenne (Pseudo $R^2= 0.053$, $p=0.023$, $n=135$) et le temps depuis sa mort (Pseudo $R^2=0.096$, $p=0.001$, $n=135$) (Figure 4, Tableau 4a). Une analyse de régression multiple de la

richesse spécifique en fonction de ces attributs a donc été effectuée. Cette analyse révèle des relations significatives pour trois de ces attributs, soit l'âge ($p=0.026$), la surface terrière ($p<0.001$) et le temps depuis la mort ($p=0.004$). Le Pseudo R^2 de cette régression multiple est de 0.266 (Tableau 4a).

Dans le cas des spécimens à l'état adulte, les analyses de régression simple de la richesse spécifique en fonction des variables explicatives ont aussi révélé une seule relation significative, soit une relation positive entre la richesse en espèces et le volume de bois mort au sol de catégorie de dégradation 3 à 5 (Pseudo $R^2=0.072$, $p=0.021$, $n=135$) (Figure 5, Tableau 4b). Les analyses de régression simple n'ont révélé aucune relation significative entre la richesse spécifique au stade adulte et les variables du contexte du paysage et de l'isolement des parcelles (distance au massifs non coupés) ce qui indique que l'isolement des parcelles de forêts résiduelles dans les agglomérations de coupes ne semble pas affecter le paramètre de richesse des communautés d'insectes (Tableau 4b).

La richesse des communautés de coléoptères phloeophages et xylophages est toutefois significativement et positivement associée aux attributs de l'arbre hôte, soit son âge (Pseudo $R^2 = 0.135$, $p<0.001$, $n=135$), sa surface terrière (Pseudo $R^2=0.251$, $p<0.001$, $n=135$), sa croissance moyenne (Pseudo $R^2=0.064$, $p=0.041$, $n=135$) et le temps depuis sa mort (Pseudo $R^2=0.391$, $p<0.001$, $n=135$) (Figure 5, Tableau 4b). Une analyse de régression multiple de la richesse spécifique en fonction de ces attributs a donc été effectuée. Cette analyse révèle des relations significatives pour trois de ces attributs, soit l'âge ($p=0.012$), la surface terrière ($p<0.001$) et le temps depuis la mort ($p<0.001$). Le Pseudo R^2 de cette régression multiple est de 0.538 (Tableau 4b).

Impact de l'isolement et de la configuration spatiale des habitats résiduels sur la réponse individuelle des principales espèces

Les analyses de régressions effectuées n'ont démontré aucune relation significative entre les données d'abondance ou d'occurrence et les variables représentant l'isolement et la configuration spatiale des habitats résiduels.

Espèces indicatrices du temps depuis la mort de l'arbre hôte

Parmi les spécimens récoltés au stade larvaire, 4 espèces de Cerambycidae sont indicatrices de différents temps depuis la mort de l'arbre hôte (Tableau 5a). Ces larves sont phloeophages ou phloeophages/xylophages, se nourrissant de phloème dans leurs premiers stades et de xylème par la suite lorsqu'elles pénètrent dans le bois (Chararas 1981). Le phloeophage *Tetropium cinnamopterum* est indicateur de la période de 4 mois suivant la mort. *Acmaeops proteus*, aussi une espèce phloeophage, et *Stictoleptura canadensis*, une espèce phloeophage/xylophage, sont tous deux indicatrices de la période de 12 mois suivant la mort de l'arbre. *Rhagium inquisitor*, une espèce phloeophage/xylophage, est pour sa part indicatrice de la période de 16 mois suivant la mort de l'arbre hôte.

Parmi les spécimens récoltés au stade adulte, 5 espèces sont indicatrices de différents temps depuis la mort de l'arbre hôte (Tableau 5b). Il s'agit d'espèces phloeophages, mycétophages et prédatrices. Le scolyte mycétophage «ambrosia» *Trypodendron lineatum* et le scolyte phloeophage *Crypturgus borealis* sont indicateurs de la période de 12 mois suivant la mort. Le scolyte phloeophage *Orthotomiscus caelatus* et le staphylin prédateur *Nudobius cephalus* sont indicateurs à la fois de la période de 12 mois et de

16 mois suivant la mort de l'arbre. Le staphylin *Phloeonomus laesicollis*, aussi un prédateur, est pour sa part indicateur de la période de 16 mois suivant la mort de l'arbre hôte.

1.5 Discussion

Dans cette étude nous avons évalué la capacité des coléoptères saproxyliques dépendants d'hôtes récemment morts à coloniser les habitats résiduels en fonction de la disponibilité d'arbres sénescents et morts (hôtes potentiels), de la quantité de forêt âgée dans la matrice aménagée, de l'isolement des habitats résiduels et du temps depuis la mort des arbres. Nous avons prévu que : (1) la richesse et la composition en espèces des communautés dans les habitats résiduels montreraient une réponse positive à la disponibilité d'hôtes propices et à la quantité de forêt âgée dans le paysage, (2) la richesse et la composition en espèces des communautés seraient négativement affectés par l'isolement accru des habitats résiduels dans les agglomérations de coupes, et (3) la composition spécifique des communautés serait différente selon le temps depuis la mort de l'arbre hôte, avec plus d'insectes phloeophages dans les arbres coupés échantillonnés 4 et 12 mois après la coupe que dans les arbres échantillonnés 16 mois après la coupe.

Nos résultats indiquent que la composition des assemblages d'insectes saproxyliques qui ont colonisé les arbres tués expérimentalement dans les 30 habitats résiduels de nos agglomérations de coupes sont représentatifs de l'entomofaune saproxylique habituellement retrouvée sur les d'épinettes noires récemment mortes en forêt boréale. Nos résultats sont en effet comparables à ceux obtenus par Saint-Germain *et al.* (2007a) dans des

forêts âgées non aménagées. Qui plus est, nos résultats indiquent que les insectes saproxyliques retrouvés sur les tiges coupées dans les habitats résiduels de nos agglomérations de coupes sont semblables à ceux retrouvés dans les brûlis récents (Saint-Germain *et al.* 2011, Boulanger et Sirois 2007). Les larves de *R. inquisitor*, *T. cinnamopterum* et *A. proteus* sont en effet souvent retrouvées en forêt brûlée sur des arbres stressés ou très récemment morts (Allison *et al.* 2004) alors que les larves de *S. canadensis* sont retrouvées sur des arbres morts immédiatement après feu (Gardiner 1957, Saint-Germain *et al.* 2004b, 2007a). Les insectes dénombrés au stade d'adultes sont principalement des Scolytinae phloeophages (*D. affaber*, *C. borealis* et *O. caelatus*) ou mycétophage (*T. lineatum*) ainsi que leurs prédateurs, des Staphylinidae (*N. cephalus* et *P. laesicollis*). Nos tiges coupées expérimentalement semblent donc être colonisées par les mêmes espèces que des souches naturelles dont la mort est liée à des causes naturelles (Boulanger *et al.* 2010, Saint-Germain *et al.* 2004b, 2007a).

Impact de la disponibilité d'arbres sénescents et morts

Notre étude montre que notre première prévision n'est que partiellement corroborée. La composition en espèces de coléoptères saproxyliques (larves et adultes) associés au bois sénescents et récemment mort n'est pas fortement influencée par la disponibilité locale (à l'échelle de la parcelle) de cette ressource. Comme les insectes phloeophages et xylophages dépendent d'une ressource qui est variable dans le temps et l'espace (Sénécal *et al.* 2004) et que deux générations successives ne peuvent pas pondre sur le même hôte, une hypothèse plausible est qu'ils aient développé une bonne capacité de dispersion leur permettant de compenser un recrutement irrégulier en bois mort dans le temps et dans l'espace. En effet, le taux de

mortalité des arbres en forêt naturelle est variable et dépend de perturbations à multiples échelles. L'étude de Lussier *et al.* (2002), effectuée dans la région du Saguenay, a estimé le taux de mortalité annuel de l'épinette noire entre 0 et 2,9% avant l'infestation de tordeuse du bourgeon de l'épinette de 1970-1980 et entre 7,7 et 12,9% suite à celle-ci. Une autre étude menée au Saguenay, celle de Rossi *et al.* (2013), a observé une mortalité entre 1,8% et 14,8% des tiges sur 8 ans (2000 -2007) dans des peuplements dominés par l'épinette noire. Ainsi, même dans une forêt non fragmentée par l'aménagement, les insectes phloeophages et xylophages doivent pallier un recrutement spatio-temporel en bois mort variable et parfois faible en se déplaçant dans le paysage. Leur mobilité ne les confine donc pas au bois mort à proximité de leur site d'éclosion ce qui explique possiblement pourquoi les variables de disponibilité locale de bois mort ne semblent pas structurer la composition en espèces des insectes étudiée ici.

Impact de l'isolement et de la configuration spatiale des habitats résiduels

Nos résultats indiquent que la principale variable liée à l'isolement et à la configuration spatiale qui affecte la composition en espèces est la superficie de forêts âgées dans un rayon de 1 km. La richesse en espèces des communautés n'est pour sa part associée à aucune variable représentant l'isolement et la configuration spatiale des habitats résiduels.

L'isolement des habitats résiduels ne semble pas être un facteur limitant dans la dispersion des insectes saproxyliques alors que seule la composition en espèces au stade adulte est très faiblement associée à la distance aux massifs forestiers non coupés. Les insectes saproxyliques de la présente étude sont en fait retrouvés dans l'ensemble de l'aire d'étude et semblent

donc peu affectés par l'isolement des habitats résiduels dans les parterres de coupes. Notre deuxième prévision d'un effet négatif de l'isolement sur la composition et la richesse des communautés d'insectes saproxyliques s'avère donc peu rencontrée. Les espèces dénombrées dans notre d'étude ont vraisemblablement de bonnes capacités de dispersion et sont aptes à trouver les sources de bois mort disponibles à travers un paysage aménagé qui est coupé sur plusieurs centaines de km². L'aire étudiée comprend en effet 3 agglomérations de coupe (523 km², 1008 km² et 1117 km²), cette étude a donc été menée à une très grande échelle spatiale comparativement aux études similaires conduites en Fennoscandinavie. La grandeur de l'échelle représente bien la vaste étendue de la pessière à mousses de l'est de la forêt boréale du Canada et permet ainsi d'obtenir un portrait global de la réponse des coléoptères phloeophages et xylophages à l'isolement des habitats résiduels dans ce système.

La rétention de forêt âgée actuelle dans les agglomérations de coupe semble suffisante pour maintenir des populations de coléoptères phloeophages et xylophages sur le territoire. Le faible pouvoir explicatif de la proportion de forêts âgées à l'échelle du paysage ainsi que de l'isolement des habitats résiduels sur la composition en espèces des larves et des adultes (2,78% et 4,04% respectivement) est donc vraisemblablement dû à cette grande mobilité qui leur permet de trouver des sources de bois mort au-delà de l'échelle du paysage. D'ailleurs, selon Holland *et al.* (2005), différentes espèces de Cerambycidae saproxyliques répondent à la quantité d'habitat à différentes échelles d'observation. Par exemple, dans son étude effectuée plus au sud (Ottawa) et en forêt mixte, *S. canadensis* répond à la quantité d'habitat à une échelle de 1600 m alors que d'autres espèces (*Astylopsis macula* (Say), *Cyrtophorus verrucosus* (Oliv.) et *Saperda imitans* Felt&Joutel) répondent à une échelle d'aussi peu que 20 m. Notons toutefois que ces

dernières se reproduisent plutôt sur des feuillus, soit dans un contexte de dynamique de perturbations complètement différent de celui de notre étude. La capacité de dispersion d'un insecte saproxylique peut être liée à différents facteurs tels que sa taille et son écologie, plus particulièrement au caractère éphémère ou stable de son habitat (Holland *et al.* 2005). Comme les insectes capturés dans la présente étude ont évolué en fonction de perturbations dont l'occurrence est très variable dans le temps, il est probable que leur capacité de dispersion aille donc au-delà de l'échelle considérée ici. Pour ce qui est d'*A. proteus* par exemple, il a été estimé que sa capacité de dispersion est telle qu'il est impossible de l'étudier en considérant un seul paysage puisque celui-ci serait considéré homogène à l'échelle de dispersion de cette espèce (Saint-Germain et Drapeau, en préparation). En effet, selon Saint-Germain et Drapeau (en préparation) la réponse d'*A. proteus* aux peuplements dominés par des conifères matures n'atteint pas encore son plateau à une échelle de 5000m soit la plus grande échelle considérée dans leur étude. Cette information n'était pas connue au moment de la mise en place du présent dispositif. L'échelle maximale de la présente étude étant de 2000m, la réponse d'*A. proteus* à la quantité d'habitat n'est possiblement pas optimale. Par contre, toujours selon l'étude de Saint-Germain et Drapeau (en préparation), *Meriellum proteus* (Kirby), une espèce retrouvée en faible nombre dans la présente étude, répond davantage à l'échelle de 800m, soit une échelle similaire à celles de notre étude. Pour ce qui est des scolytes, leur capacité de voyager à l'aide du vent pourrait potentiellement leur permettre d'effectuer de très longs déplacements. Dans son étude, Byers (2000) a effectivement pu déterminer à l'aide de simulations et d'un modèle calibré selon des informations physiologiques propre à *Ips typographus* (L.) que les scolytes étaient en mesure de voyager en moyenne 2 km en une heure de vol et de se disperser sur une superficie de 30,8 km². Il s'agit possiblement de situations extrêmes et on ne peut étendre les conclusions de

cette étude à toutes les espèces de scolytes. Toutefois, si les scolytes retrouvés dans notre étude possèdent une telle capacité de dispersion, cela pourrait contribuer à expliquer l'absence de réponse de ceux-ci à l'isolement et à la configuration des habitats résiduels.

Effet du temps depuis la mort de l'arbre

L'effet le plus important observé dans nos analyses consiste en la réponse des assemblages (larves et adultes) au temps depuis l'abattage de l'arbre. Nos résultats viennent donc supporter notre troisième prévision à savoir que la composition des assemblages d'insectes saproxyliques diffère dans le temps et ce surtout entre la colonisation des arbres abattus moins d'un an et plus d'un an après leur mort. Selon Linsley (1959), le principal sens utilisé par les Cerambycidae pour la recherche d'hôtes adéquats est l'olfaction. Ils répondent fortement aux volatiles émis par les arbres stressés et certaines espèces répondent aussi à la fumée des feux. Les conifères produisent des oléorésines composées principalement de monoterpènes et d'acides résiniques (Klepzig *et al.* 2005) qui protègent normalement l'arbre contre les envahisseurs. La diminution de la production de résine chez les arbres suite à un stress important offre une fenêtre d'opportunité pour la colonisation par les insectes (Klepzig *et al.* 2005; Lombardero *et al.* 2006). Les espèces saproxyliques d'hôtes stressés peuvent donc compter sur un signal chimique particulier pour la sélection de leur hôte (Saint-Germain *et al.* 2007a), ce qui explique sans doute pourquoi le temps depuis la mort des tiges représente dans notre étude la variable la plus influente de la composition en espèces autant chez le stade larvaire qu'adulte (10,56% et 9,64% de la variance du premier axe des ordinations respectivement).

Les insectes saproxyliques n'ont pas tous besoin d'hôtes dans les mêmes conditions pour se nourrir et se reproduire. Certains insectes nécessitent des arbres en santé alors que d'autres ont besoin d'arbres affaiblis dont les mécanismes de défense sont plus faciles à surmonter, stressés dont la mort est imminente ou morts et à divers stades de décomposition. Cette sélection dépend principalement des adaptations nutritionnelles des insectes à l'état larvaire (Hanks 1999) et de leur capacité ou non à digérer les hydrates de carbones non-structuraux encore présents immédiatement après la mort de l'arbre (Chararas 1981). Dans le cas de la présente étude, les insectes récoltés sur nos tiges coupées dépendent d'arbres sénescents et morts dans leurs premiers stades de dégradation. Le phloème et le cambium sont des tissus éphémères, mais ils possèdent une qualité nutritionnelle supérieure aux autres tissus (Harmon *et al.* 1986, Hanks 1999). Les larves se nourrissant de phloème ont besoin des glucides non-structuraux (glucides simples tels que le glucose et le fructose) directement assimilables qui sont encore présents pour leur développement (Chararas 1981). Les larves xylophages se nourrissant de bois sont pour leur part contraintes à digérer les glucides structuraux (cellulose, hemicellulose et lignine) (Chararas 1981, Kukor *et al.* 1988). Le phloème et le cambium sont disponibles pendant une période très limitée comparativement aux autres tissus de l'arbre qui sont plus abondants et à décomposition plus lente (Harmon *et al.* 1986). Les phloeophages/xylophages doivent en effet coloniser l'arbre tout au plus quelques semaines suite à sa mort (Alya et Hain 1985, Hanks *et al.* 1993). On parle ici de la mort physiologique de l'arbre qui ne concorde pas nécessairement avec la date d'abattage de ce dernier. Dans notre étude, contrairement à celle d'Alya et Hain (1985) qui utilisait des segments de bois suspendus, le système racinaire des souches hautes était toujours en place et pouvait potentiellement continuer à alimenter l'arbre un certain temps. Les insectes se nourrissant de phloem et de cambium doivent arriver tôt sur l'hôte

afin de s'approprier cette ressource très prisée et pour laquelle la compétition est forte (Hanks 1999). Ceci explique sans doute pourquoi chez plusieurs espèces, les mâles et les femelles adultes sont fortement attirés par l'hôte, la copulation est brève et la période d'incubation des œufs est plus courte. Ces comportements semblent accélérer le placement de la larve sur l'hôte ce qui constitue une adaptation importante puisque la première larve à coloniser un arbre aura accès à la meilleure ressource alimentaire et atteindra une taille avantageuse vis-à-vis de ses compétiteurs (Hanks 1999). En effet, en plus de leur alimentation habituelle, les xylophages peuvent devenir des prédateurs intra-gilde s'il y a compétition pour la nourriture (Dodds *et al.* 2001). Les résultats de l'étude de Dodds *et al.* (2001) suggèrent toutefois que cette prédation est facultative. Coulson *et al.* (1980) ont en effet observé que la mortalité des scolytes était d'environ 14% sur un arbre entier versus 70% dans les zones spécifiques d'alimentation des Cerambycidae. Les scolytes évitent les Cerambycidae en migrant vers l'écorce externe ou en émergeant avant leur période d'alimentation sur le phloème. On observe dans la présente étude des larves de Cerambycidae et des Scolytinae qui sont indicateurs d'une même période depuis la mort de l'arbre. Les larves de Cerambycidae récoltées dans la présente étude sont principalement phloeophages, mais certaines (*S. canadensis* et *R. inquisitor*) sont à la fois phloeophages et xylophages (Gardiner 1957, Hanks 1999). Ces dernières ont besoin des glucides simples du phloème dans leur premiers stades de développement, mais acquièrent possiblement des cellulases en ingérant des symbiontes (ou possèdent peut-être naturellement ces cellulases) ce qui leur permettrait de pénétrer dans le bois dans les stades de développement plus avancés (Chararas 1981). Le fait de retrouver *T. cinnamopterus* comme espèce indicatrice de la période de 4 mois suivant la mort de l'arbre est sans surprise puisque cette espèce s'attaque aux arbres encore vivants, mais sévèrement stressés (Hanks 1999). *A. proteus* qui s'attaque aussi aux arbres

sévèrement stressés (par le feu habituellement) et *S. canadensis* qui s'attaque aux arbres déjà morts (Saint-Germain *et al.* 2007a) sont tous deux indicateurs de la période de 12 mois suivant la mort de l'arbre. En forêt brûlée, *A. proteus* colonise les arbres quelques jours après le feu seulement alors que dans la présente étude elle ne l'a fait que 12 mois après la mort de l'arbre. On peut émettre l'hypothèse que les arbres tués par le feu sont dans un stade de dégradation plus avancé plus rapidement que les arbres morts en forêt verte et que c'est pour cette raison qu'on observe un délai dans la colonisation. Il est quelque peu surprenant que *S. canadensis* soit associé à la même période qu'*A. proteus* vu leurs différents traits d'histoire de vie. On peut possiblement expliquer ce chevauchement par le fait que les arbres n'atteignent pas tous le même stade de dégradation au même moment. Il semble clair que suivant la coupe de la cime de l'arbre, l'état physiologique de la tige n'évolue pas nécessairement à la même vitesse chez tous les individus. Les épinettes noires en forêt boréale sont parfois reliées par le système racinaire et ce phénomène a pu permettre à certains arbres coupés de survivre plus longtemps que d'autres. Le processus de mort des chicots créés mécaniquement ressemble à celui d'un arbre brisé par le vent. Ce processus semble être plus long que pour des chicots créés par le feu, par exemple, où la chaleur tue instantanément les tissus. Par conséquent, pour un temps depuis la mort donné, les espèces associées aux différentes périodes ne correspondent possiblement pas exactement à celles qu'on retrouve sur un chicot dont la mort est causée par un phénomène différent. Enfin, *R. Inquisitor* pour sa part s'attaque aux arbres déjà morts ce qui explique pourquoi on le retrouve comme indicateur de la période de 16 mois suivant la mort de l'arbre (Hanks 1999).

Les insectes adultes récoltés dans la présente étude sont principalement des Scolytinae et des Staphylinidae. On retrouve les Scolytinae, *T. lineatum* et *C.*

borealis comme espèces indicatrices de la période de 12 mois suivant la mort de l'arbre. *T. lineatum* est une espèce de scolyte ambrosia et est donc mycétophage alors que *C. borealis* est un scolyte phloeophage. Ces résultats concordent avec les études de Saint-Germain et al. 2007a et 2009. En effet, dans la première étude, les Scolytinae, tant les espèces phloeophages que les scolytes ambrosia, ont été retrouvés au début du gradient de dégradation du bois et dans la deuxième étude *C. borealis* montrait une préférence pour les chicots au bois plus dense des arbres récemment morts. *O. caelatus* et *N. cephalus* sont tous deux des indicateurs de la période de 12 et 16 mois suivant la mort de l'arbre. Le premier est un Scolytinae alors que le deuxième est un Staphylinidae. On observe donc ici une période de transition, soit l'arrivée de prédateurs (*N. cephalus*) dans le système. L'espèce indicatrice de la période de 16 mois suivant la mort de l'arbre, *P. laesicollis*, est aussi un Staphylinidae prédateur. Il s'agit bien de la séquence de colonisation attendue bien que le probable délai dans la mort des arbres ait ralenti le processus et c'est possiblement pourquoi on observe les premiers colonisateurs jusqu'à la période de 12-16 mois.

Les premiers stades de dégradation sont habituellement dominés par une guildes nutritionnelle d'organismes saproxyliques très diverse et abondante (Saint-Germain et al. 2007a). Les résultats de Saint-Germain et al. (2007a) indiquent en effet que chez l'épinette, les assemblages d'insectes saproxyliques sont plus diversifiés et abondants dans les premiers stades de décomposition de l'arbre. Les premiers stades de dégradation peuvent durer jusqu'à 2 ou 3 ans selon les conditions et c'est possiblement pourquoi la relation observée entre la richesse en espèces et le temps depuis la mort de l'arbre est positive dans la présente étude. Un certain délai dans la mort des arbres suite à la coupe de la cime peut possiblement expliquer pourquoi la richesse en espèces est moins élevée dans les premiers mois. Pour

déterminer la période optimale de colonisation des insectes phloeophages et xylophages et obtenir le portrait complet de la composition des assemblages de ces groupes d'espèces nos résultats indiquent qu'il serait préférable d'attendre plus longtemps que 4 mois avant de débiter l'échantillonnage ou d'échantillonner sur une plus longue période suivant la mort de l'arbre.

Conclusion

Les objectifs de cette étude étaient d'évaluer la capacité de ces insectes à coloniser les habitats résiduels en fonction de la disponibilité d'arbres sénescents et morts (hôtes potentiels), d'évaluer comment cette capacité de colonisation varie en fonction de la quantité de la forêt âgée dans la matrice aménagée et de mesurer l'effet du temps depuis la mort des arbres sur la colonisation par ces insectes dans les habitats résiduels. Ces variables ne semblent pas contraindre la colonisation des habitats résiduels par les coléoptères saproxyliques phloeophages et xylophages. La colonisation semble davantage influencée par les attributs des arbres eux-mêmes (âge, la surface terrière et le temps depuis la mort).

Cette étude montre très peu d'effet de l'isolement des habitats résiduels par rapport aux massifs forestiers. Notons que ces variables n'ont que peu ou pas d'impact sur les espèces communes, mais que certaines espèces ont été récoltées en nombres insuffisants (e.g. *Meriellum proteus* Kirby) pour tirer quelque conclusion que ce soit. Les insectes saproxyliques de la présente étude sont dénombrés dans l'ensemble de l'aire d'étude et semblent peu limités par l'isolement des habitats résiduels dans les parterres de coupes. L'étendue de la quantité de forêt âgée dans le paysage variait de 11% à 85%, avec une valeur moyenne de 35% (Tableau 2). Les insectes dénombrés ici

ont vraisemblablement de bonnes capacités de dispersion et sont aptes à trouver les sources de bois mort disponibles dans la matrice aménagée. Il n'a donc pas été possible de détecter l'effet de cette variation du pourcentage d'étendue de forêt âgée dans le paysage sur leur réponse. Ces résultats n'excluent cependant pas que la perte nette d'habitat provoquée par la coupe ait un impact numérique important sur ces populations à l'échelle du paysage.

Ces insectes ne semblent pas non plus dépendre localement de la présence d'hôtes potentiels puisque la surface terrière d'arbres sur pied, variable qui devrait normalement représenter une source d'habitat importante, n'a pas d'effet sur leur richesse. La présence et la richesse des phloeophages et xylophages de notre étude dépendent plutôt du temps depuis la mort de l'arbre et on observe une augmentation de la richesse avec le temps. Cette augmentation pourrait s'expliquer par un délai dans la mort des arbres, délai qui aurait retardé le processus de dégradation du bois.

Rappelons que les coléoptères saproxyliques phloeophages et xylophages ont sans aucun doute besoin de bois sénescents et récemment morts pour leur survie. Les conséquences de la raréfaction de cette ressource se font d'ailleurs déjà sentir en Fennoscandinavie. Bien que la relation soit difficile à établir pour le moment, il est probable que les massifs forestiers et les habitats résiduels de forêt âgée jouent un rôle dans le maintien de ces populations. Par conséquent, la quantité de forêt âgée dans le paysage jouerait ainsi un rôle important dans leur capacité de colonisation.

1.6 Références du chapitre 1

- Allison, J.D., Borden, J.H., McIntosh, R.L., De Groot, P. et Gries, R. (2001). Kairomonal Response by Four *Monochamus* Species (Coleoptera: Cerambycidae) to Bark Beetle Pheromones. *Journal of Chemical Ecology*. 27(4): 633-646.
- Allison, J.D., Borden, J.H., Seybold, S.J. (2004). A Review of the Chemical Ecology of the Cerambycidae (Coleoptera). *Chemoecology*. 14: 123–150.
- Alya, A.B. et Hain, F.P. (1985). Life histories of *Monochamus carolinensis* and *M. titillator* (Coleoptera: Cerambycidae) in the Piedmont of North Carolina. *Journal of Entomological Science*. 20 (4): 390-397.
- Berg, A., Ehnstrom, B., Gustafsson, L., Hallingback, T., Jonsell, M. et Weslien, J. (1994). Threatened Plant, Animal and Fungus Species in Swedish Forests: Distribution and Habitat Associations. *Conservation Biology*. 8 (3): 718–731.
- Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S., Lecomte, N. (2007). Using Knowledge of Natural Disturbances to Support Sustainable Forest Management in the Northern Clay Belt. *The Forestry Chronicle*. 83(3): 326-337.
- Boucher, Y., M. Bouchard, P. Grondin, et P. Tardif. (2011). Le registre des états de référence: intégration des connaissances sur la structure, la composition et la dynamique des paysages forestiers naturels du Québec méridional, 40 p.
- Boucher, J., Azeria, E.T., Ibarzabal, J. et Hébert, C. (2012). Saproxylic Beetles in Disturbed Boreal Forests: Temporal Dynamics, Habitat Associations and Community Structure. *Ecoscience*. 19(4): 328-343.
- Boulanger, Y., Sirois, L. et Hébert, C. (2010). Distribution of Saproxylic Beetles in a recently Burnt Landscape of the Northern Boreal Forest of Québec. *Forest Ecology and Management*. 260(7): 1114-1123.
- Boulanger, Y. et Sirois, L. (2007). Postfire Succession of Saproxylic Arthropods, with Emphasis on Coleoptera, in the North Boreal Forest of Quebec. *Environmental Entomology*. 36: 128–141.
- Byers, J.A. (2000). Wind-aided Dispersal of Simulated Bark Beetles Flying through Forests. *Ecological Modelling*. 125: 231–243.

- Chararas, C. (1981). Étude du comportement nutritionnel et de la digestion chez certains Cerambycidae xylophages. *Material und Organismen*. 16: 207–264.
- Coulson, R.N., Pope, D.N., Gagne, J.A., Fargo, W.S., Pulley, P. E., Edson, L. J. et Wagner, T. L. (1980). Impact of Foraging by *Monochamus titillator* [Col.: Cerambycidae] on Within-tree Populations of *Dendroctonus frontalis* [Col.: Scolytidae]. *Entomophaga*. 25(2): 155-170.
- Craighead, F.C. (1923). A Classification And The Biology Of North American Cerambycid Larvae. Technical Bulletin. no.27. Canadian Department of Agriculture.
- De Cáceres, M. Indicspecies R package (ver. 1.4.0). Online [URL] <http://sites.google.com/site/miqueldecaceres/software> (Accessed on 20 October 2009).
- De Cáceres, M. et Legendre, P. (2009). Associations Between Species and Groups of Sites: Indices and Statistical Inference. *Ecology*, 90: 3566–3574.
- De Cáceres, M., Legendre, P. et Moretti, M. (2010). Improving Indicator Species Analysis by Combining Groups of Sites. *Oikos*. 119:1674-1684.
- Dodds, K. J., Graber, C. et Stephen, F.M. (2001). Facultative Intraguild Predation by Larval Cerambycidae (Coleoptera) on Bark Beetle Larvae (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology*. 30 (1): 17–22.
- Drapeau, P., Leduc, A., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Savard, J. (2003). Les Communautés d'oiseaux des vieilles forêts de la pessière à mousses de la ceinture d'argile: Problèmes et solutions face à l'aménagement forestier. *The Forestry Chronicle*. 79 (3): 531–540.
- Drapeau, P., Nappi, A., Imbeau, L. et Saint-Germain, M. (2009). Standing Deadwood for Keystone Bird Species in the Eastern Boreal Forest: Managing for Snag Dynamics. *The Forestry Chronicle*. 85 (2): 227–234.
- Dray, S. (2007). packfor: Forward Selection with Permutation (CANOCO p. 46). R Package Version 0.0-7.
- Dufrêne, M. et Legendre, P. (1997). Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecological Monographs*. 67: 345–366.

- Esseen, P. A., Ehnström, B., Ericson, L. et Sjöberg, K. (1997). Boreal Forests. *Ecological Bulletin*, 46: 16 – 47.
- Flamm, R.O., Coulson, R.N., Beckley, P., Pulley, P.E. et Wagner, T.L. (1989). Maintenance of a Phloem-inhabiting Guild. *Environmental Entomology*. 18(3): 381-387.
- Gardiner, L.M. (1957). Deterioration of Fire-killed Pine in Ontario and the causal Wood-boring Beetles. *Canadian Entomologist* 89: 241–263.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M-A., Kneeshaw, D. D., Drapeau, P., De Grandpré, L., Claveau, Y. et Paré, D. (2008). Aménagement forestier écosystémique : Origines et fondements. (Chap.1) dans Aménagement écosystémique en forêt boréale. (Gauthier, S., Vaillancourt, M-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D.D., Morin, H., Drapeau, P. et Bergeron, Y.) pages 13-40. Presses de l'Université du Québec, Québec, Canada. 568pp.
- Grove, S. J. (2002). Saproxylic Insect Ecology and the Sustainable Management of Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 33 (1): 1–23.
- Haack, R.A. et Slansky, F. Jr. (1987). Nutritional ecology of wood- feeding Coleoptera, Lepidoptera and Hymenoptera . Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates (Ed. by F. Slansky and J. G. Rodriguez), pp. 449 – 486. John Wiley & Sons, New York.
- Hanks, L M. (1999). Influence of the Larval Host Plant on Reproductive Strategies of Cerambycid Beetles. *Annual Review of Entomology*. 44: 483–505.
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J. R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K. Jr. et Cummins, K. W. (1986). Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. *Advances in Ecological Research*. 15: 170.
- Holland, J.D., Bert, D.G. et Fahrig, L. (2004). Determining the Spatial Scale of Species' Response to Habitat. *BioScience*. 54 (3): 227–233.
- Holland, J.D., Fahrig, L., Cappucino, N. (2005). Body Size Affects the Spatial Scale of Habitat–beetle Interactions. *Oikos* 110:101–108.

- Hyvärinen, E., Kouki, J., Martikainen, P., Lappalainen, H. (2005). Short-term Effects of Controlled Burning and Green-tree Retention on Beetle (Coleoptera) Assemblages in Managed Boreal Forests. *Forest Ecology and Management*. 212:315-332.
- Imbeau, L. et Desrochers, A. (2002). Foraging Ecology and Use of Drumming Trees by Three-toed Woodpeckers. *Journal of Wildlife Management*. 66: 222-231.
- Klepzig, K.D., Robison, D.J., Fowler, G., Minchin, P.R., Hain, F.P. et Allen, H.L. (2005). Effects of Mass Inoculation on Induced Oleoresin Response in Intensively Managed Loblolly Pine. *Tree Physiology*. 25 (6): 681-688.
- Kukor, J.J., Cowan, D.P. et Martin, M.M. (1988). The Role of Ingested Fungal Enzymes in Cellulose Digestion in the Larvae of Cerambycid Beetles. *Physiological Zoology*. 61:364 – 371.
- Legendre, P. et Legendre, L. (2012). Numerical Ecology (3rd English ed.). Amsterdam: Elsevier. 990p.
- Linsley, G.E. (1959). Ecology of Cerambycidae. *Annual Review of Entomology*. 4: 99-138.
- Lombardero, M.J., Ayres, M.P. et Ayres, B.D. (2006). Effects of Fire and Mechanical Wounding on *Pinus Resinosa* Resin Defenses, Beetle Attacks and Pathogens. *Forest Ecology and Management*. 225 (1-3): 349–358.
- Lussier, J-M., Morin, H. et Gagnon, R. (2002). Mortality in Black Spruce Stands of Fire or Clear-cut Origin. *Canadian Journal of Forest Research*. 32: 539–547.
- Moretti, M., Obrist, M.K. et Duelli, P. (2004). Arthropod Biodiversity after Forest Fires: Winners and Losers in the Winter Fire Regime of the Southern Alps. *Ecography*. 27: 173-186.
- Morneau, C., et Landry, Y. (2007). Guide de reconnaissance des types écologiques. Région écologique 6h Collines du Lac Péribonka Région écologique 6i Hautes collines du réservoir aux Outardes. 202p.
- Murphy, E.C. et Lehnhausen, W.A. (1998). Density And Foraging Ecology Of Woodpeckers Following A Stand-Replacement Fire. *Journal of Wildlife Management*. 62 (4): 1359–1372.

- Nappi, A., Drapeau, P., Giroux, J.F., Savard J.P. (2003). Snag Use By Foraging Black-Backed Woodpeckers In A Recently Burned Eastern Boreal Forest. *Auk*. 120:505–511
- Nappi A, Drapeau P, Saint-Germain M, Angers, V-A. (2010). Effect of Fire Severity on Long-term Occupancy of Saproxylic Beetles and Bark-foraging Birds in Burned Boreal Conifer Forests. *International Journal of Wildland Fire*. 19:500–511
- Nilsson, S.G., Baranowski, R.(1997). Changes in the Distribution of Southern Click Beetles Dependent on Dead Trees (Coleoptera: Elateridae and Lissomidae) in Sweden. *Entomologisk Tidskrift*. 118:73–98.
- Nilsson S.G., Niklasson M., Hedin J., Aronsson G., Gutowski J.M., Linder P., Ljungberg, H., Mikusiński, G. et Ranius, T. (2002). Densities of Large and Dead Trees in Old- growth Temperate and Boreal Forests. *Forest Ecology and Management*. 161(1-3): 189–204.
- Produits Forestiers ARBEC s.e.n.s. 2011. Plan d'aménagement (version publique) TFD Péribonka. 88 pp. [online] URL: http://remabec.com/documents/plan_amen_PK_Publique_rev_aout2011.pdf
- Ranius, T., Kindvall, O., Kruys, N. et Jonsson, B.G. (2003). Modelling Dead Wood in Norway Spruce Stands Subject to Different Management Regimes. *Forest Ecology and Management*. 182 (1-3): 13–29.
- Reid, L. et Robb, T. (1999). Death of Vigorous Trees Benefits Bark Beetles. *Oecologia*. 120: 555–562.
- Rossi S., Morin H., Gionest F., Laprise D. (2013). Spatially Explicit Structure of Natural Stands Dominated by Black Spruce. *Silva Fennica*. 47(3) article id 973.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Hébert, C. (2004a). Comparison of Coleoptera Assemblages from a Recently Burned and Unburned Black Spruce Forests of Northeastern North America. *Biological Conservation*. 118 (5): 583–592.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Hébert, C. (2004b). Landscape-Scale Habitat Selection Patterns of *Monochamus scutellatus* (Coleoptera: Cerambycidae) in a Recently Burned Black Spruce Forest. *Environmental Entomology*. 33(6): 1703-1710

- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Buddle, C.M. (2007a). Host-use Patterns of Saproxylic Phloeophagous and Xylophagous Coleoptera Adults and Larvae Along the Decay Gradient in Standing Dead Black Spruce and Aspen. *Ecography*. 30 (6): 737–748.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Buddle, C.M. (2007b). Occurrence Patterns of Aspen-feeding Wood-borers (Coleoptera: Cerambycidae) Along the Wood Decay Gradient: Active Selection for Specific Host Types or Neutral Mechanisms? *Ecological Entomology*. 32 (6): 712–721.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Buddle, C.M. (2008). Persistence of Pyrophilous Insects in Fire-driven Boreal Forests: Population Dynamics in Burned and Unburned Habitats. *Diversity and Distributions*. 14: 713–720.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Buddle, C.M. (2009). Landing Patterns of Phloem and Wood-feeding Coleoptera on Black Spruce of Different Physiological and Decay States. *Environmental Entomology*. 38 (3): 797–802.
- Saint-Germain, M. et Drapeau, P. (2011). Response of Saproxylic Wood-boring Beetles (Coleoptera: Cerambycidae) to Severe Habitat Loss Due to Logging in an Aspen-dominated Boreal Landscape. *Landscape Ecology*. 26 (4): 573–586.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Hibbert, A. (2013). Saproxylic Beetle Tolerance to Habitat Fragmentation Induced by Salvage Logging in a Boreal Mixed-cover Burn. *Insect Conservation and Diversity*. 6: 381–392.
- Saint-Germain et Drapeau (2015). Detecting Habitat Loss Effects in Boreal Forest Species: When Optimal Grain Size Goes Beyond Landscape Heterogeneity. En préparation.
- Sénécal, D., Kneeshaw, D. et Messier, C. (2004). Temporal, Spatial and Structural Patterns of Adult Trembling Aspen and White Spruce Mortality in Quebec's Boreal Forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 34: 396–404.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P. et Rauh, J. (2000). Coarse Woody Debris and Stand Characteristics in Mature Managed and Old-growth Boreal Mesic Forests in Southern Finland. *Forest Ecology and Management*. 128: 211–225.

- Siitonen, J. 2001. Forest Management, Coarse Woody Debris and Saproxylic Organisms: Fennoscandian Boreal Forests as an Example. *Ecological Bulletins*. 49: 11-41.
- Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P. et Uotila, A. (2002). Conservation of Beetles in Boreal Pine Forests: The Effects of Forest Age and Naturalness on Species Assemblages. *Biological Conservation*. 106(1): 19-27.
- Söderström, L. (1988). Sequence of Bryophytes and Lichens in Relation to Substrate Variables of Decaying Coniferous Wood in Northern Sweden. *Nordic Journal of Botany*. 8:89-97.
- Speight, M. (1989). Saproxylic Invertebrates and their Conservation. Council of Europe, Strasbourg.
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G. (2012). Biodiversity in Dead Wood. Cambridge University Press, New York.
- Vaillancourt, M-A., De Grandpré, L., Gauthier, S., Leduc, A., Kneeshaw, D.D., Claveau, Y. et Bergeron, Y. (2008). Comment les perturbations naturelles peuvent-elles constituer un guide pour l'aménagement forestier écosystémique? (Chap.2) dans Aménagement écosystémique en forêt boréale (Gauthier, S., Vaillancourt, MA., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D.D., Morin, H., Drapeau, P. et Bergeron, Y.) pages 41-59. Québec: Presses de l'Université du Québec, Québec, Canada. 568pp.
- Webb, A., Buddle, C.M., Drapeau, P. et Saint-Germain, M. (2008). Use of Remnant Boreal Forest Habitats by Saproxylic Beetle Assemblages in Even-aged Managed Landscapes. *Biological Conservation*. 141(3): 815-826

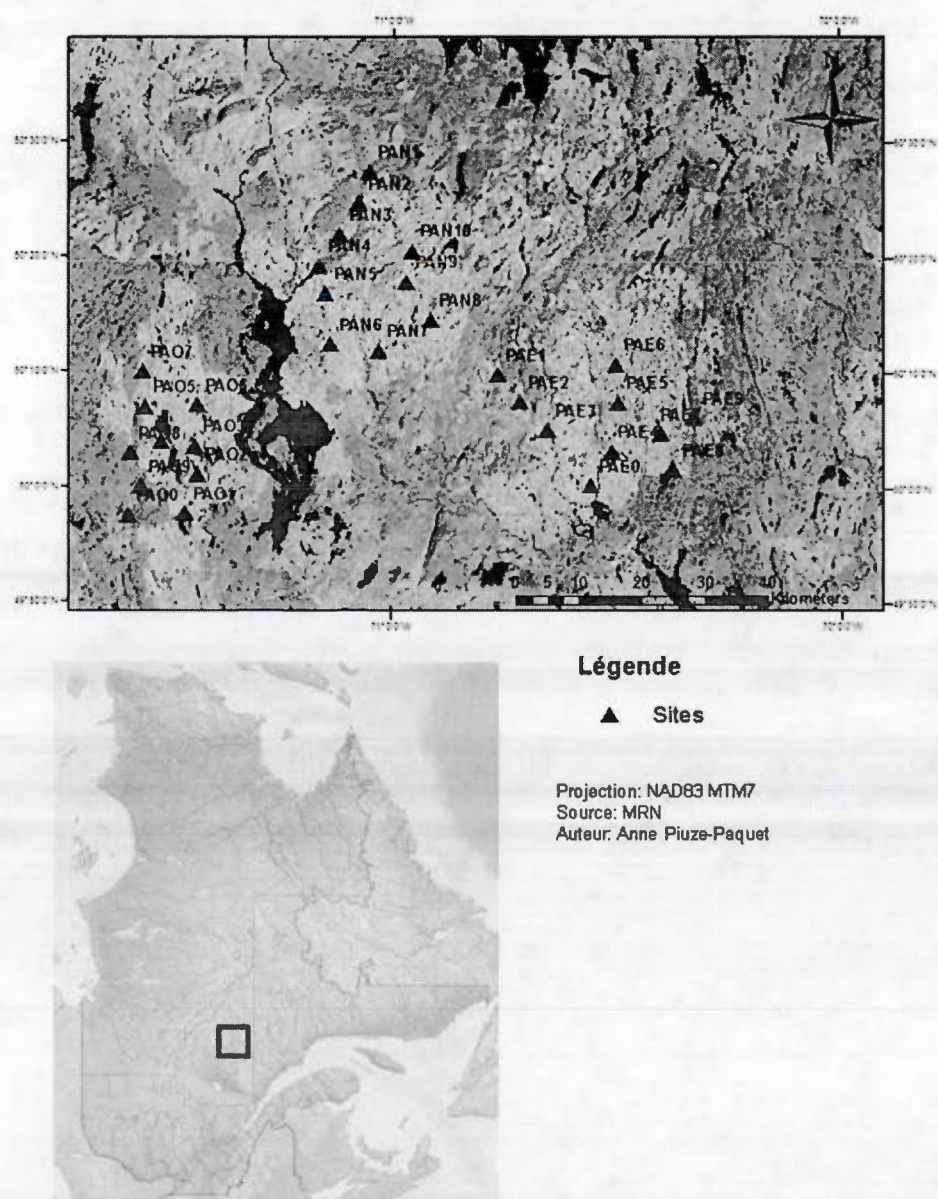
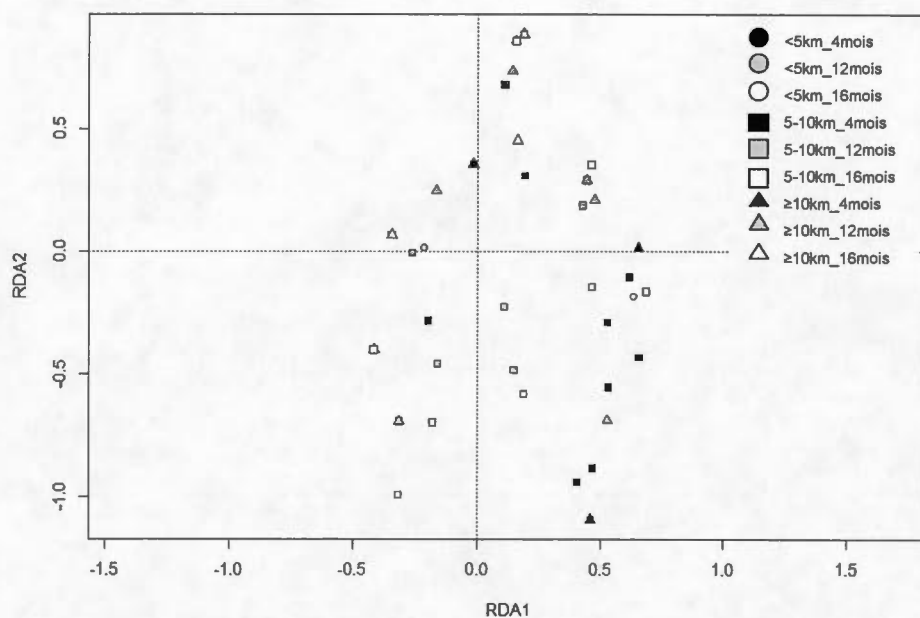


Figure 1 Carte de l'aire d'étude montrant la localisation des sites.

(A) Larves



(B) Adultes

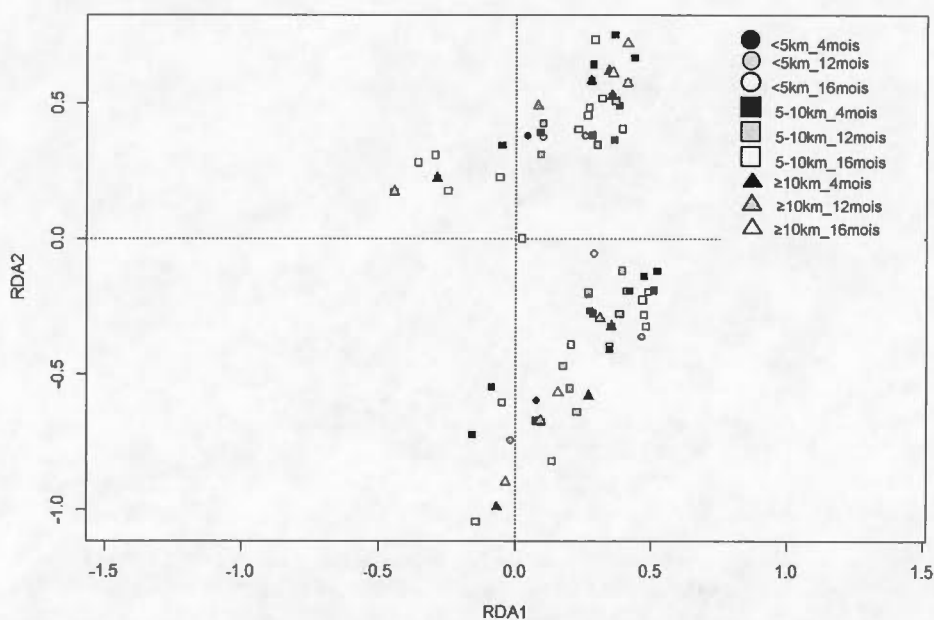


Figure 2 Ordination des 135 arbres échantillonnés obtenue suite à une analyse canonique de redondance (RDA) de la composition en espèces des insectes saproxyliques récoltés à l'état (a) larvaire et (b) adulte en fonction des variables environnementales significatives.

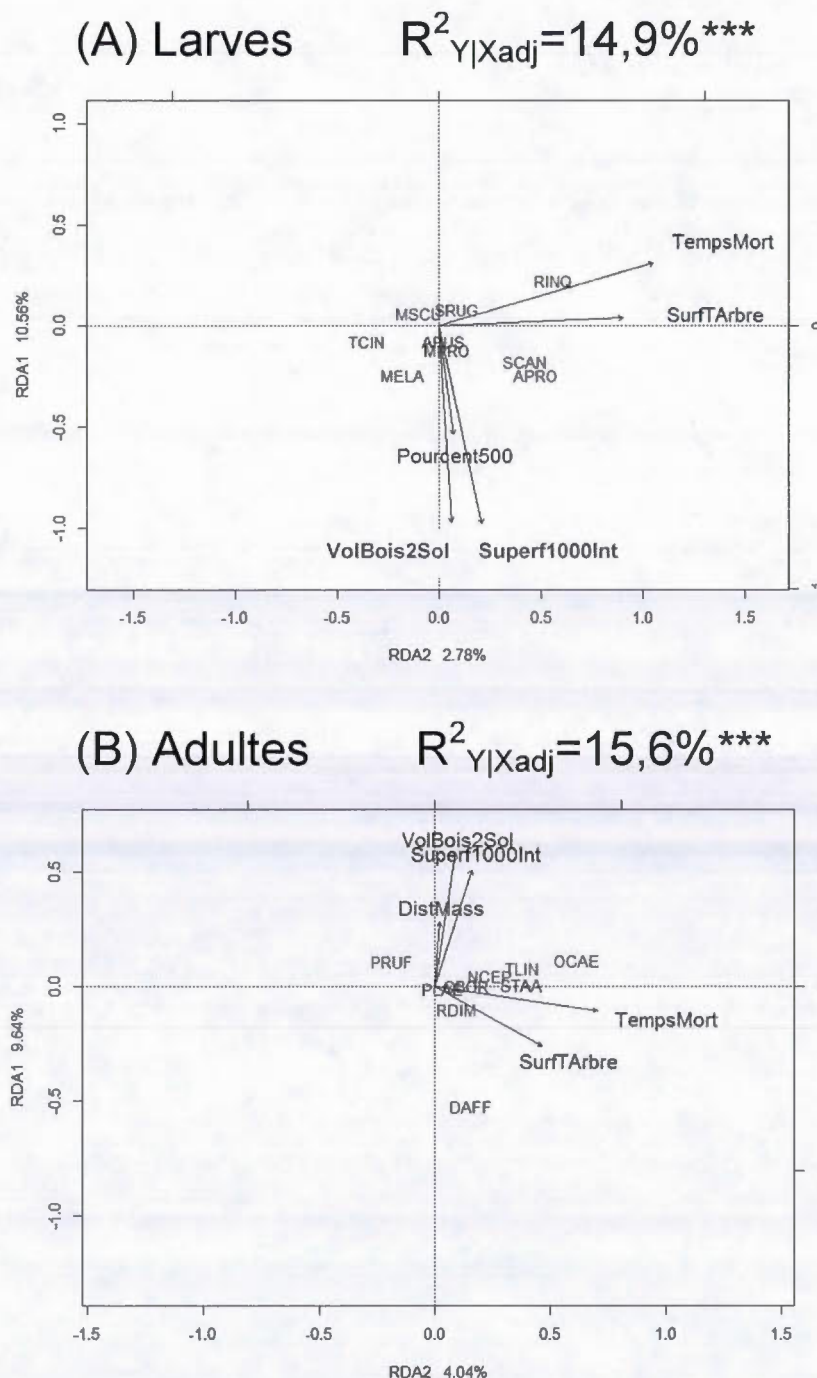


Figure 3 Ordination des insectes saproxyliques aux stades (a) larvaire et (b) adulte par analyses canonique de redondance (RDA) en fonction des variables environnementales significatives. Seules les espèces abondantes et/ou les espèces d'intérêt particulier (espèces indicatrices) sont représentées sur le graphique.

Richesse spécifique des communautés de coléoptères
phloeophages et xylophages au stade larvaire

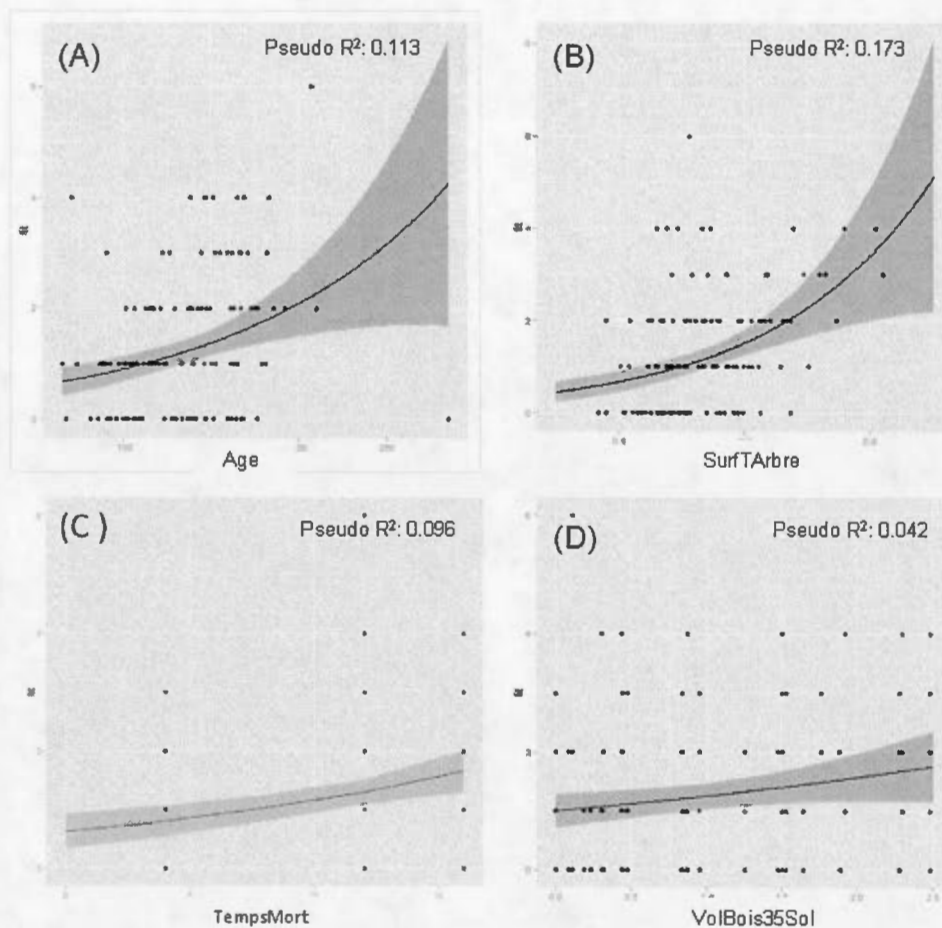


Figure 4 Régressions simples de Poisson de la richesse des communautés au stade larvaire en fonction (a) l'âge de l'arbre hôte, (b) la surface terrière de l'arbre hôte, (c) le temps depuis la mort de l'arbre et (d) le volume de bois mort au sol de catégorie de dégradation 3 à 5. Seulement les régressions montrant une relation significative ($p < 0.05$) sont présentées.

Richesse spécifique des communautés de coléoptères
phloeophages et xylophages au stade adulte

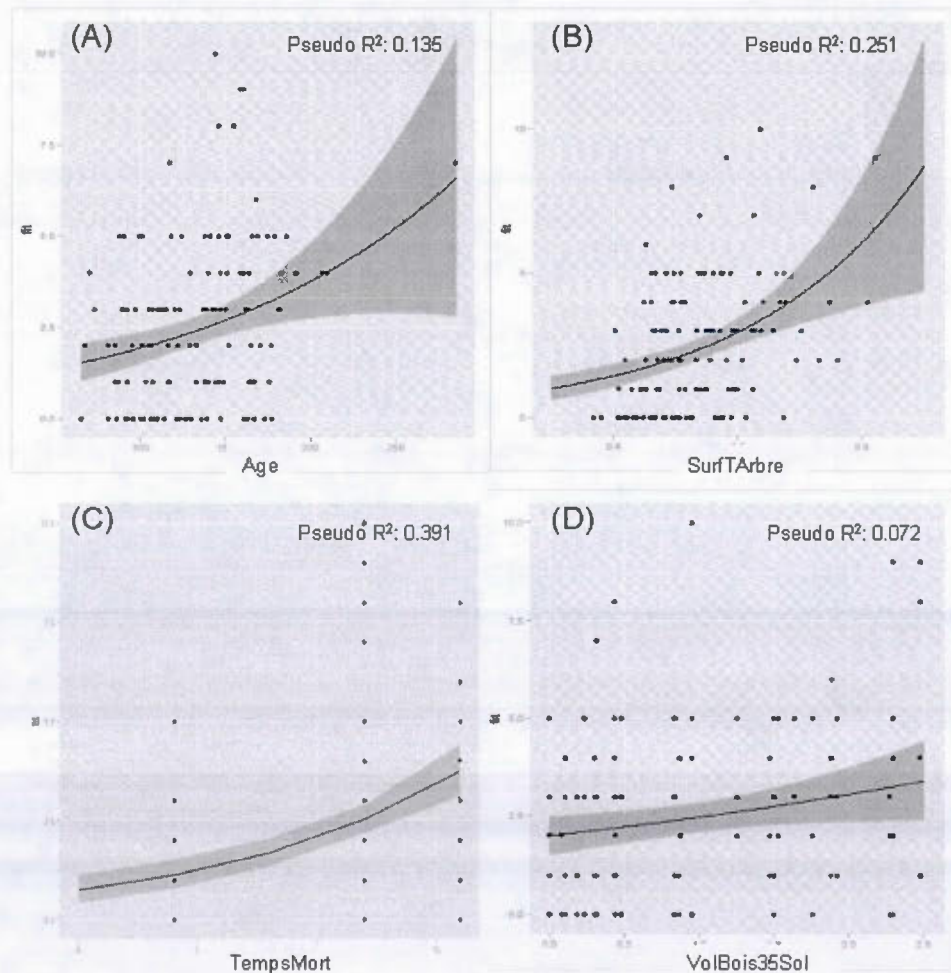


Figure 5 Régressions simples de Poisson de la richesse des communautés au stade adulte en fonction (a) l'âge de l'arbre hôte, (b) la surface terrière de l'arbre hôte, (c) le temps depuis la mort de l'arbre et (d) le volume de bois mort au sol de catégorie de dégradation 3 à 5. Seulement les régressions montrant une relation significative ($p < 0.05$) sont présentées.

Tableau 1 Description des variables explicatives.

Variable	Description
Attributs de l'arbre hôte	
Age	Age
SurfTArbre	Surface terrière
CroissMoy	Croissance moyenne
TempsMort	Temps depuis la mort
Contexte local	
OrientEnsol	Orientation de l'ensoleillement
VolBois2Sol	Volume de bois mort au sol de catégorie de dégradation 2
VolBois35Sol	Volume de bois mort au sol de catégorie de dégradation 3 à 5
SurfTBois2Deb	Surface terrière de bois mort sur pied de catégorie de dégradation 2
SurfTBois35Deb	Surface terrière de bois mort sur pied de catégorie de dégradation 3 à 5
Contexte du paysage	
Pourcent500	Pourcentage de forêt âgée (>90ans) dans le paysage (rayon 500m)
Pourcent1000	Pourcentage de forêt âgée (>90ans) dans le paysage (rayon 1000m)
Pourcent2000	Pourcentage de forêt âgée (>90ans) dans le paysage (rayon 2000m)
Superf500	Superficie de forêt âgée (>90ans) dans le paysage (rayon 500m)
Superf1000	Superficie de forêt âgée (>90ans) dans le paysage (rayon 1000m)
Superf2000	Superficie de forêt âgée (>90ans) dans le paysage (rayon 2000m)
Superf500Int	Superficie de forêt âgée (>90ans) d'intérieur (>200m) dans le paysage (rayon 500m)
Superf1000Int	Superficie de forêt âgée (>90ans) d'intérieur (>200m) dans le paysage (rayon 1000m)
Superf2000Int	Superficie de forêt âgée (>90ans) d'intérieur (>200m) dans le paysage (rayon 2000m)
Superf500Ext	Superficie de forêt âgée (>90ans) d'extérieur (<200m) dans le paysage (rayon 500m)
Superf1000Ext	Superficie de forêt âgée (>90ans) d'extérieur (<200m) dans le paysage (rayon 1000m)
Superf2000Ext	Superficie de forêt âgée (>90ans) d'extérieur (<200m) dans le paysage (rayon 2000m)
Isolement	
DistMass	Distance aux massifs non coupés

Tableau 2 Statistiques descriptives des variables explicatives mesurées sur le terrain et des variables calculées à l'aide des données géospatiales (cartes écoforestières du troisième inventaire décénal et image LandsatTM-2010) dans les 30 sites où nos 135 arbres hôtes ont été échantillonnés. Les variables sont décrites au tableau 1.

Variable	Mesure	N	min	max	med	moy	SD
Age	année	135	65	285	133	132.47	34.89
SurfTArbre	Aire (m ²)	135	0.37	0.82	0.51	0.53	0.09
CroissMoy	Longueur (µm)	135	55.30	1612.0	357.95	412.55	295.81
TempsMort	Mois	135	4	16	12	10.67	5.01
OrientEnsol	Degrée (°)	30	20	319	110	138.11	83.17
VolBois2Sol	Volume (m ³ /ha)	30	0	86.25	12.25	20.25	21.75
VolBois35Sol	Volume (m ³ /ha)	30	0	62	20.5	23.25	20
SurfTBois2Deb	Aire (m ²)	30	0	0.11	0.01	0.03	0.03
SurfTBois35Deb	Aire (m ²)	30	0	0.10	0.01	0.03	0.03
Pourcent500	Pourcentage (%)	30	11.36	85.80	29.53	35.05	21.50
Pourcent1000	Pourcentage (%)	30	9.27	87.78	29.03	36.71	21.02
Pourcent2000	Pourcentage (%)	30	8.39	79.25	30.39	36.85	18.33
Superf500	Aire (km ²)	30	0.09	0.67	0.23	0.27	0.17
Superf1000	Aire (km ²)	30	0.29	2.76	0.91	1.15	0.66
Superf2000	Aire (km ²)	30	1.05	9.96	3.82	4.63	2.30
Superf500Int	Aire (km ²)	30	0	0.04	0	0.01	0.01
Superf1000Int	Aire (km ²)	30	0	0.72	0	0.09	0.18
Superf2000Int	Aire (km ²)	30	0	3.33	0.19	0.56	0.86
Superf500Ext	Aire (km ²)	30	0.089	0.63	0.23	0.27	0.16
Superf1000Ext	Aire (km ²)	30	0.29	2.18	0.91	1.06	0.52
Superf2000Ext	Aire (km ²)	30	0	6.89	3.53	3.89	1.67
DistMass	Longueur (km)	30	0	32.04	15.06	15.69	8.68

Tableau 3 Liste des espèces et nombre de spécimens récoltés lors de l'échantillonnage.

Familles	Espèces	Abréviations	Stades	Total
Buprestidae	<i>Melanophila</i> sp.1	MELA	Larve	32
Cerambycidae	<i>Acanthosinus pusillus</i> Kirby	APUS	Larve	13
	<i>Acmaeops proteus</i> (Kirby)	APRO	Larve	139
	<i>Astylopsis sexguttata</i> (Say)	ASEX	Larve	3
	<i>Meriellum proteus</i> Kirby	MPRO	Larve	21
	<i>Monochamus mutator</i> LeConte	MMUT	Larve	3
	<i>Monochamus scutellatus</i> (Say)	MSCU	Larve	18
	<i>Monochamus</i> sp. 1	MONO	Larve	1
	<i>Pachyta lamed</i> Kirby	PLAM	Larve	3
	<i>Pronocera collaris</i> (Kirby)	PCOLL	Larve	1
	<i>Rhagium inquisitor</i> (Linnaeus)	RINQ	Larve	279
	<i>Sachalinobia rugipennis</i> (Newman)	SRUG	Larve	9
	<i>Stictoleptura canadensis</i> (Olivier)	SCAN	Larve	63
	<i>Tetropium cinnamopterum</i> Kirby	TCIN	Larve	168
	<i>Tetropium parvulum</i> Casey	TPAR	Larve	1
Cleridae	<i>Thanasimus undulatus</i> (Say)	TUND	Adulte	1
Curculionidae	<i>Crypturgus borealis</i> Swaine	CBOR	Adulte	572
	<i>Dendroctonus rufipennis</i> (Kirby)	DRUF	Adulte	3
	<i>Dryocoetes affaber</i> (Mannerheim)	DAFF	Adulte	865
	<i>Dryocoetes autographus</i> (Ratzburg)	DAUT	Adulte	22
	<i>Ips pini</i> (Say)	IPIN	Adulte	1
	<i>Orthotomicus caelatus</i> (Eichhoff)	OCAE	Adulte	1257
	<i>Pissodes fiskei</i> Hopkins	PFIS	Adulte	2
	<i>Polygraphus rufipennis</i> (Say)	PRUF	Adulte	142
	<i>Trypodendron lineatum</i> (Olivier)	TLIN	Adulte	269
	<i>Trypodendron rufitarsis</i> Kirby	TRUF	Adulte	13
Histeridae	<i>Paromalus</i> sp.1 (prob. <i>bistriatus</i> ou <i>teres</i>)	PARO	Adulte	10
	<i>Platysoma coarctatum</i> LeConte	PCOA	Adulte	10
	<i>Teretrius americanus</i> LeConte	TAME	Adulte	1
Melandryidae	<i>Zilora hispida</i> LeConte	ZHIS	Adulte	2
Monotomidae	<i>Rhizophagus dimidiatus</i> Mannerheim	RDIM	Adulte	30
Nitidulidae	<i>Epuraea planulata</i> Erichson	EPLA	Adulte	3
	<i>Epuraea linearis</i> Mäklin	ELIN	Adulte	2
	<i>Epuraea truncatella</i> Mannerheim	ETRU	Adulte	1
	<i>Epuraea</i> sp.1	EPUR	Adulte	1
Scirtidae	<i>Cyphon</i> sp.1	CYPH	Adulte	1
Staphylinidae	<i>Nudobius cephalus</i> (Say)	NCEP	Adulte	24
	<i>Phloeonomus laesicollis</i> (Mäklin)	PLAE	Adulte	4
	<i>Phloeostiba lapponica</i> (Zetterstedt)	PLAP	Adulte	1
	<i>Quedius laevigatus</i> (Gyllenhal)	QLAE	Adulte	6
	Sp. (Aleocharinae)	STAA	Adulte	76

Tableau 4a Résultats des régressions simples et multiples de la richesse spécifique du stade larvaire des coléoptères phléophages et xylophages dénombrés dans le dispositif expérimental d'arbres hôtes en fonction des variables explicatives mesurées.

Variable réponse	Variables explicative(s)	Intercept	Coeff	SE _{coeff}	z	p	Pseudo r ²
Richesse	Régressions simples						
	Attributs de l'arbre hôte						
	(a) Age	-0.921	0.009	0.002	3.954	<0.001	0.113
	(b) SurfTArbre	-2.00	4.038	0.839	4.812	<0.001	0.173
	(c) CroissMoy	0.531	-0.001	0.000	-2.275	0.023	0.053
	(d) TempsMort	-0.458	0.06	0.018	3.272	0.001	0.096
	Contexte local						
	(e) OrientEnsol	0.455	-0.002	0.001	-1.587	0.112	0.024
	(f) VolBois2Sol	0.101	0.142	0.0921	1.54	0.124	0.021
	(g) VolBois35Sol	-0.003	0.226	0.105	2.148	0.032	0.042
	(h) SurfTBois2Deb	0.299	-2.876	2.667	-1.078	0.281	0.011
	(i) SurfTBois35Deb	0.233	-0.29	3.137	-0.093	0.926	8.15e-05
	Contexte du paysage						
	(j) Pourcent500	0.049	0.005	0.004	1.245	0.213	0.014
	(k) Pourcent 1000	0.045	0.005	0.004	1.190	0.234	0.013
	(l) Pourcent 2000	0.04	0.005	0.005	1.054	0.292	0.010
	(m) Superf500	4.93e-02	6.17e-07	4.95e-07	1.245	0.213	0.014
	(n) Superf1000	4.48e-02	1.51e-07	1.27e-07	1.19	0.234	0.013
	(o) Superf2000	4.00e-02	3.9e-08	3.70e-08	1.054	0.292	0.010
	(p) Superf500Int	1.67e-01	8.51e-06	5.67e-06	1.502	0.133	0.020
	(q) Superf1000Int	1.68e-01	5.79e-07	4.32e-07	1.338	0.181	0.016
	(r) Superf2000Int	1.77e-01	8.01e-08	9.67e-08	0.828	0.407	0.006
	(s) Superf500Ext	4.63e-02	6.42e-07	5.34e-07	1.202	0.229	0.013
	(t) Superf1000Ext	3.87e-02	1.71e-07	1.64e-07	1.044	0.296	0.010
	(u) Superf2000Ext	2.16e-01	2.20e-09	5.24e-08	0.042	0.966	1.68e-05
	Isolement						
	(v) DistMass	2.91e-01	-4.3e-06	1e-05	-0.427	0.67	0.002
	Régressions multiples						
	(w) Age	-2.787	0.005	0.002	2.231	0.026	0.266
	SurfTArbre		0.000	0.000	-0.306	<0.001	
	CroissMoy		3.053	0.818	3.732	0.760	
	TempsMort		0.054	0.018	2.907	0.004	

Tableau 4b Résultats des régressions simples et multiples de la richesse spécifique du stade adulte des coléoptères phléophages et xylophages dénombrés dans le dispositif expérimental d'arbres hôtes en fonction des variables explicatives mesurées.

Variable réponse	Variables explicative(s)	Intercept	Coeff	SE _{coeff}	Z	p	Pseudo r ²
Richesse	Régressions simples						
	Attributs de l'arbre hôte						
	(a) Age	0.009	0.007	0.002	3.351	<0.001	0.135
	(b) SurfTArbre	-1.056	3.581	0.728	4.916	<0.001	0.251
	(c) CroissMoy	1.146	0.001	0.000	-2.045	0.041	0.064
	(d) TempsMort	-0.266	0.10	0.017	5.827	<0.001	0.391
	Contexte local						
	(e) OrientEnsol	0.943	0.000	0.001	-0.269	0.788	0.001
	(f) VolBois2Sol	0.891	0.022	0.088	0.247	0.805	0.001
	(g) VolBois35Sol	0.696	0.212	0.092	2.314	0.021	0.072
	(h) SurfTBois2Deb	0.962	-2.048	2.348	-0.872	0.383	0.011
	(i) SurfTBois35Deb	0.789	4.065	2.634	1.543	0.123	0.033
	Contexte du paysage						
	(j) Pourcent500	0.771	0.004	0.003	1.103	0.27	0.017
	(k) Pourcent 1000	0.837	0.002	0.004	0.531	0.595	0.004
	(l) Pourcent 2000	0.834	0.002	0.004	0.482	0.63	0.003
	(m) Superf500	7.71e-01	4.86e-07	4.41e-07	1.103	0.27	0.017
	(n) Superf1000	8.37e-01	6.12e-08	1.15e-07	0.531	0.595	0.004
	(o) Superf2000	8.34e-01	1.6e-08	3.32e-08	0.482	0.63	0.003
	(p) Superf500Int	8.69e-01	6.07e-06	5.15e-06	1.177	0.239	0.019
	(q) Superf1000Int	9.09e-01	-3.8e-09	4.27e-07	-0.009	0.993	1.19e-06
	(r) Superf2000Int	8.95e-01	2.44e-08	8.91e-08	0.274	0.784	0.001
	(s) Superf500Ext	7.67e-01	5.13e-07	4.75e-07	1.079	0.281	0.017
	(t) Superf1000Ext	8.02e-01	9.89e-08	1.46e-07	0.677	0.498	0.007
	(u) Superf2000Ext	1.004	-2.5e-08	4.64e-08	-0.533	0.594	0.004
	Isolement						
	(v) DistMass	9.5e-01	-2.6e-06	8.92e-06	-0.294	0.769	0.001
	Régressions multiples						
	(w) Age	-2.432	4.58e-03	1.82e-03	2.517	0.012	0.538
	SurfTArbre		2.735	6.02e-01	4.541	<0.001	
	CroissMoy		2.71e-05	2.60e-04	0.104	0.9170	
	TempsMort		1.01e-01	1.44e-02	7.021	<0.001	

Tableau 5a Résultats de l'analyse d'espèces indicatrices du temps depuis la mort de l'arbre au stade larvaire.

Périodes	4 mois	12 mois	16 mois
Espèces indicatrices	T. cinnamopterum	A. proteus R. inquisitor S. canadensis	R. inquisitor

Tableau 5b Résultats de l'analyse d'espèces indicatrices du temps depuis la mort de l'arbre au stade adulte

Périodes	4 mois	12 mois	16 mois
Espèces indicatrices	Aucune espèce n'est indicatrice de cette période	C. borealis N. cephalus O. caelatus P. laesicollis T. lineatum	N. cephalus O. caelatus

CONCLUSION GÉNÉRALE

La présente étude avait pour objectifs d'évaluer la capacité des coléoptères saproxyliques phloeophages et xylophages à coloniser les habitats résiduels en fonction de la disponibilité d'arbres sénescents et morts (hôtes potentiels), d'évaluer comment cette capacité de colonisation varie en fonction de la quantité de la forêt âgée dans la matrice aménagée et de mesurer l'effet du temps depuis la mort des arbres sur la colonisation par ces insectes dans les habitats résiduels. Ainsi, nous avons prévu que : (1) la richesse et la composition en espèces des communautés répondraient positivement à la disponibilité locale d'hôtes propices et à la quantité de forêt âgée dans le paysage, (2) la richesse et la composition en espèces des communautés répondraient négativement à l'isolement accru des habitats résiduels dans les agglomérations de coupes, et (3) la composition spécifique des communautés serait différente selon le temps depuis la mort de l'arbre hôte, avec plus d'insectes phloeophages dans les arbres coupés échantillonnés 4 et 12 mois après la coupe que dans les arbres échantillonnés 16 mois après la coupe.

Cette étude a permis d'observer que la richesse et la composition des communautés de coléoptères phloeophages et xylophages échantillonnés sont faiblement affectées par la perte nette de forêt âgée et l'isolement des habitats résiduels qui subsistent après coupe dans des agglomérations de récolte ligneuse qui s'étendent sur des centaines de kilomètres carrés. De fait nos résultats montrent que les assemblages de coléoptères phloeophages et xylophages se retrouvent dans l'ensemble du paysage aménagé et que

l'aménagement actuel ne contraint ni leur dispersion, ni la colonisation du bois mort disponible. En effet, la composition et la richesse des communautés de ces insectes sont plutôt influencées par les caractéristiques du substrat de ponte, soit le diamètre des tiges, mais aussi le temps depuis leur mort. Les résultats de cette étude montrent une association positive entre la richesse et la surface terrière de l'arbre hôte, ce qui confirme l'importance de la présence de tiges de gros diamètre, ainsi qu'une influence significative du temps depuis la mort de l'arbre sur la composition en espèce, ce qui confirme l'importance de l'état physiologique des tiges sur le choix de l'hôte. Ces résultats nous indiquent du même coup qu'afin de soutenir l'ensemble de la communauté de coléoptères saproxyliques, un recrutement continu de tiges à l'échelle du paysage est essentiel. La forêt âgée représente d'ailleurs une source importante de ce recrutement et plus particulièrement en ce qui concerne le recrutement de tiges de gros calibre (Ranius *et al.* 2003).

À la lumière de nos résultats, il apparaît que l'aménagement forestier sur le territoire de la pessière à mousses de l'est du Québec n'ait pas encore atteint un seuil où la ressource en bois mort pour les insectes phloeophages et xylophages soit limitante, comme c'est le cas en Fennoscandinavie (Siitonen 2001). Toutefois, malgré le manque apparent d'effet négatif causé par la perte et la fragmentation du couvert forestier mature et âgé, on ne doit pas écarter la possibilité qu'une perte d'habitat significative causée par la récolte de bois puisse avoir un impact numérique sur les populations occupant le paysage dans son ensemble. Bien que cette relation soit difficile à établir pour l'instant, il n'en demeure pas moins que ces insectes ont besoin de bois mort à des stades de décomposition variés pour se reproduire et qu'un aménagement émulant les perturbations naturelles et favorisant la rétention de bois sénescents et morts en forêt boréale aménagée représente une option intéressante pour assurer leur conservation à long terme. L'application de

l'aménagement écosystémique, soit un aménagement visant à réduire les écarts entre la forêt naturelle et la forêt aménagée afin d'assurer le maintien de la biodiversité et la viabilité des écosystèmes (Jetté *et al.* 2013), pourrait ainsi avoir un impact positif sur la faune saproxylique. Le nouveau régime forestier, mis en place suite à l'entrée en vigueur de la loi sur l'aménagement durable du territoire forestier le 1^{er} avril 2013, prévoit d'ailleurs intégrer et appliquer ce concept. Pour se faire, le Bureau du forestier en chef a formulé différents critères associés au maintien de la biodiversité. L'atteinte de certains des objectifs liés à ces critères, tels que : (1) protéger les habitats connus d'espèces en situation précaire et (2) maintenir la diversité des espèces indigènes dans les écosystèmes forestiers (Bureau du forestier en chef, 2010, p.3), permettrait d'assurer, du moins en partie, la protection des communautés d'insectes saproxyliques.

Cette étude a aussi permis de documenter davantage la séquence initiale de colonisation des tiges d'épinette noire récemment mortes. Ainsi, il a été observé, chez les spécimens récoltés au stade larvaire, que *T. cinnamopterum*, *A. proteus*, *S. canadensis* et *R. inquisitor* étaient particulièrement abondants dans les 16 mois suivants la mort de l'arbre. Ces résultats concordent en partie avec les résultats obtenus par Saint-Germain *et al.* 2009 où les Cerambycidae phloeophages et xylophages capturés montraient une forte réponse pour les arbres annelés, donc fortement stressés, ce qui a pu être le cas des arbres qui ne sont pas morts immédiatement après la coupe de leur cime. Nos résultats concordent aussi avec l'étude de Saint-Germain *et al.* 2009 pour ce qui est de l'abondance élevée de *C. borealis* 12 mois suivant la mort de l'arbre. Selon Saint-Germain *et al.* (2009), cette espèce préfère les arbres récemment morts dont le bois est encore dense. Les résultats obtenus viennent, dans certains cas, confirmer les préférences des coléoptères saproxyliques phloeophages et

xylophages quant au stade physiologique du bois et à son gradient de dégradation dans le temps.

Études futures

Notre étude montre que les insectes phloeophages et xylophages ont une bonne capacité de dispersion dans les grandes agglomérations de coupe de la pessière à mousses aménagée. Cette capacité de dispersion diffère toutefois d'une espèce à une autre (Saint-Germain et Drapeau, en préparation). Afin d'étudier adéquatement ces insectes, il serait donc plus pertinent d'utiliser des échelles spatiales propres à l'écologie des espèces échantillonnées. En présence d'espèces à grande capacité de dispersion, il serait même pertinent de comparer des paysages entre eux plutôt que des parcelles. La réponse des insectes saproxyliques à la perte d'habitat et à l'isolement n'est pas optimale, ni même détectable, si elle est étudiée à une échelle inappropriée pour l'espèce. De plus, les coléoptères phloeophages et xylophages ne représentent possiblement pas le meilleur groupe indicateur d'espèces associées à la perte et à la fragmentation de la forêt âgée puisqu'ils peuvent pallier les effets négatifs de la perte d'habitat en se déplaçant dans le paysage sur de grandes distances pour trouver le bois mort dont ils ont besoin. Les insectes mycétophages sont par contre reconnus pour avoir une capacité de dispersion moindre et représenteraient possiblement un meilleur groupe indicateur. Plusieurs études (Jonsell *et al.* 1999, Jacobs *et al.* 2007, Sahlin et Schroeder 2010, Lee *et al.* 2015) ont d'ailleurs fait état de leur sensibilité potentielle. Les insectes saproxyliques mycétophages semblent en effet répondre plus fortement à l'isolement et à la perte d'habitat (Sahlin et Schroeder 2010, Lee *et al.* 2015) et pourraient donc être de meilleurs indicateurs de la perte et de la fragmentation du couvert

forestier âgé que les coléoptères phloeophages et xylophages. En Europe, ces insectes sont déjà utilisés comme indicateurs des écosystèmes bien préservés (Franc 1997), il pourrait donc être intéressant de mesurer leur capacité de colonisation dans le contexte de la forêt boréale québécoise.

RÉFÉRENCES

- Allison, J.D., Borden, J.H., McIntosh, R.L., De Groot, P. et Gries, R. (2001). Kairomonal Response by Four *Monochamus* Species (Coleoptera: Cerambycidae) to Bark Beetle Pheromones. *Journal of Chemical Ecology*. 27(4): 633-646.
- Allison, J.D., Borden, J.H., Seybold, S.J. (2004). A Review of the Chemical Ecology of the Cerambycidae (Coleoptera). *Chemoecology*. 14: 123–150.
- Alya, A.B. et Hain, F.P. (1985). Life histories of *Monochamus carolinensis* and *M. titillator* (Coleoptera: Cerambycidae) in the Piedmont of North Carolina. *Journal of Entomological Science*. 20(4): 390-397.
- Andrén, H. (1994). Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. *Oikos*. 71(3): 355–366.
- Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A. et Menozzi, P. (2000). Biodiversity, Disturbances, Ecosystem Function and Management of European Forests. *Forest Ecology and Management*. 132(1): 39–50.
- Berg, A., Ehnstrom, B., Gustafsson, L., Hallingback, T., Jonsell, M. et Weslien, J. (1994). Threatened Plant, Animal and Fungus Species in Swedish Forests: Distribution and Habitat Associations. *Conservation Biology*. 8(3): 718–731.
- Bergeron, Y., Flannigan, M., Gauthier, S., Leduc, A. & Lefort, P. (2004). Past, Current and Future Fire Frequency in the Canadian Boreal Forest: Implications for Sustainable Forest Management. *Ambio*. 33: 356–360.
- Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S., Lecomte, N. (2007). Using Knowledge of Natural Disturbances to Support Sustainable Forest Management in the Northern Clay Belt. *The Forestry Chronicle*. 83(3): 326-337
- Bergeron, Y. et Fenton, N.J. (2012). Boreal Forests of Eastern Canada Revisited: Old-growth, Non-fire Disturbances, Forest Succession, and Biodiversity. *Botany*. 90: 509–523.

- Brandt, J.P., Flannigan, M.D., Maynard, D.G., Thompson, I.D. et Volney, W.J.A. (2013). An introduction to Canada's Boreal Zone: Ecosystem Processes, Health, Sustainability, and Environmental Issues. *Environmental Reviews*. 21(4) : 207-226.
- Bull, E.L., Parks, C.G. et Torgersen, T.R. (1997). Trees and Logs Important to Wildlife in the Interior Columbia River Basin. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-391. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 55 p.
- Bureau du forestier en chef (2010). Le cadre d'évaluation de l'aménagement forestier durable. Roberval, Qc, 20 p.
- Brashares, J.S. (2003). Ecological, Behavioral, and Life-History Correlates of Mammal Extinctions in West Africa. *Conservation Biology*. 17(3): 733-743.
- Cardillo, M., Mace, G.M., Jones, K.E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O.R. P., Sechrest, W., Orme, C.D.L. et Purvis, A. (2005). Multiple Causes of High Extinction Risk in Large Mammal Species. *Science*. 309(5738): 1239-1241.
- Chararas, C. (1981). Étude du comportement nutritionnel et de la digestion chez certains Cerambycidae xylophages. *Material und Organismen*. 16: 207-264.
- Coulson, R.N. (1979). Population Dynamics of Bark Beetles. *Annual Review of Entomology*. 24: 417-437.
- Dahsten, D.L., Six, D.L., Rowney, D.L., Lawson, A.B., Erbilgin, N. et Raffa, K.F. (2004) Attraction of *Ips pini* (Coleoptera:Scolytinae) and its Predators to Natural and Synthetic Semiochemicals in Northern California: Implications for Population Monitoring. *Environmental Entomology*. 33(6): 1551-1561.
- DeGrandpré, L., Morissette, J. et Gauthier, S. (2000). Long-term Post-fire Changes in the Northeastern Boreal Forest of Quebec. *Journal of Vegetation Science*. 11: 791-800.
- Desrochers, A., et Hannon, S.J. (1997). Gap Crossing Decisions by Forest Songbirds During the Post-Fledging Period. *Conservation Biology*. 11 (5): 1204-1210.
- Dodds, K. J., Graber, C. et Stephen, F.M. (2001). Facultative Intraguild Predation by Larval Cerambycidae (Coleoptera) on Bark Beetle Larvae (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology*. 30(1): 17-22.

- Drapeau, P., Nappi, A., Giroux, J-F., Leduc, A. et Savard, J-P. (2002). Distribution Patterns of Birds Associated with Snags in Natural and Managed Eastern Boreal Forests. USDA Forest Service Gen.Tech. Rep. PSW-GTR-181. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 55 p.
- Drapeau, P., Leduc, A., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Savard, J. (2003). Les Communautés d'oiseaux des vieilles forêts de la pessière à mousses de la ceinture d'argile: Problèmes et solutions face à l'aménagement forestier. *The Forestry Chronicle*. 79(3): 531–540.
- Drapeau, P., Nappi, A., Imbeau, L. et Saint-Germain, M. (2009). Standing Deadwood for Keystone Bird Species in the Eastern Boreal Forest: Managing for Snag Dynamics. *The Forestry Chronicle*. 85(2): 227–234.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 34: 487–515.
- Fischer, J. et Lindenmayer, D.B. (2007). Landscape Modification and Habitat Fragmentation : A Synthesis. *Global Ecology and Biogeography*. 16: 265–280.
- Fossestøl K.O., Sverdrup-Thygeson A. (2009). Saproxylic Beetles in High Stumps and Residual Downed Wood on Clear-cuts and in Forest Edges. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 24: 403–416.
- Franc, V. (1997). Mycetophilous Beetles (Coleoptera mycetophila): Indicators of Well Preserved Ecosystems. *Biologia*. 52:181–186.
- Grove, S. J. (2002). Saproxylic Insect Ecology and the Sustainable Management of Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 33(1): 1–23.
- Hammond, H.E.J. (1997). Arthropod Biodiversity from *Populus* Coarse Woody Material in North-central Alberta: A Review of Taxa and Collection Methods. *Canadian Entomologist*. 129: 1009–1033.
- Hammond, H.E.J., Langor, D.W. et Spence, J.R. (2001). Early Colonization of *Populus* Wood by Saproxylic Beetles (Coleoptera). *Canadian Journal of Forest Research*. 31:1175–1183.
- Hanks, L M. (1999). Influence of the Larval Host Plant on Reproductive Strategies of Cerambycid Beetles. *Annual Review of Entomology*. 44: 483–505.

- Hanski, I. (1999). Habitat Connectivity, Habitat Continuity and Metapopulations in Dynamic Landscapes. *Oikos*. 87(2): 209–219.
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J. R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K. Jr. et Cummins, K. W. (1986). Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. *Advances in Ecological Research*. 15: 170.
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C. et Settele, J. (2004). Predictors of Species Sensitivity to Fragmentation. *Biodiversity and Conservation*. 13:207–251.
- Hyvärinen, E., Kouki, J., Martikainen, P., Lappalainen, H. (2005). Short-term Effects of Controlled Burning and Green-tree Retention on Beetle (Coleoptera) Assemblages in Managed Boreal Forests. *Forest Ecology and Management*. 212:315-332.
- Jacobs, J.M., Spence, J.R. et Langor, D.W. (2007). Influence of Boreal Forest Succession and Dead Wood Qualities on Saproxylic Beetles. *Agricultural and Forest Entomology*. 9(1): 3–16.
- Jactel, H. (1993). Individual Variability of the Flight Potential of *Ips sexdentatus* Boern. (Coleoptera: Scolytidae) in Relation to Day of Emergence, Sex, Size and Lipid Content. *The Canadian Entomologist*. 125: 919-930.
- Jetté, J.-P., et autres (2013). Intégration des enjeux écologiques dans les plans d'aménagement forestier intégré, Partie II – Élaboration de solutions aux enjeux, Québec, gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers, 159 p.
- Johns, A.D. et Skorupa, J.P. (1987). Responses of Rain-Forest Primates to Habitat Disturbance: A Review. *International Journal of Primatology*. 8(2): 157-191.
- Jonsell, M. (1999). Insects on Wood-decaying Polypores: Conservation Aspects. Ph.D. thesis. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Joseph, G., Kelsey, R. G., Peck, R. W. et Niwa, C. G. (2001). Response of some Scolytids and their Predators to Ethanol and 4-allylanisole in Pine Forests of Central Oregon. *Journal of Chemical Ecology*. 27: 697-715.

- Klepzig, K.D., Robison, D.J., Fowler, G., Minchin, P.R., Hain, F.P. et Allen, H.L. (2005). Effects of Mass Inoculation on Induced Oleoresin Response in Intensively Managed Loblolly Pine. *Tree Physiology*. 25(6): 681–8.
- Koh, L.P., Sodhi, N.S. et Brook, B.W. (2004). Ecological Correlates of Extinction Proneness in Tropical Butterflies. *Conservation Biology*. 18(6) : 1571-1578.
- Komonen, A. (2003). Hotspots of Insect Diversity in Boreal Forests. *Conservation Biology*. 17(4) : 976-981.
- Kotiaho, J.S., Kaitala, V., Komonen, A., Päävinen, J. et Ehrlich, P.R. (2005). Predicting the Risk of Extinction from Shared Ecological Characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 102(6): 1963-1967.
- Kukor, J.J., Cowan, D.P. et Martin, M.M. (1988). The Role Of Ingested Fungal Enzymes In Cellulose Digestion In The Larvae Of Cerambycid Beetles. *Physiological Zoology*. 61:364 – 371.
- Langor, D.W. et Spence, J.R. (2006). Arthropods as Ecological Indicators of Sustainability in Canadian Forests. *The Forestry Chronicle*. 82(3): 344-350.
- Langor, D.W., Hammond, J.H.E., Spence, J.R., Jacobs, J.M. et Cobb, T.P. (2008). Saproxylic Insect Assemblages in Canadian Forests : Diversity , Ecology and Conservation. *The Canadian Entomologist*. 140: 453–474.
- Lee, S-I., Spence, J. R., Langor, D.W. et Pinzon, J. (2015). Retention Patch Size and Conservation of Saproxylic Beetles in Boreal White Spruce Stands. *Forest Ecology and Management*. 358: 98-107.
- Lindhe, A., et Lindelöw, A. (2004). Cut High Stumps of Spruce, Birch, Aspen and Oak as Breeding Substrates for Saproxylic Beetles. *Forest Ecology and Management*. 203: 1–20.
- Lombardero, M.J., Ayres, M.P. et Ayres, B.D. (2006). Effects of Fire and Mechanical Wounding on Pinus Resinosa Resin Defenses, Beetle Attacks and Pathogens. *Forest Ecology and Management*. 225: 349–358.
- Lord, J.M. et Norton, D.A. (1990). Scale and the Spatial Concept of Fragmentation. *Conservation Biology*. 4(2): 197–202.

- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L. et Rauh, J. (2000). Species Richness of Coleoptera in Mature Managed and Old-growth Boreal Forests in Southern Finland. *Biological Conservation*. 94: 199-209.
- McGeoch, M., Schroeder, M., Ekblom, B. et Larsson, S. (2007). Saproxylic Beetle Diversity in a Managed Boreal Forest: Importance of Stand Characteristics and Forestry Conservation Measures. *Diversity and Distributions*. 13:418–429.
- Nilsson, S.G., Baranowski, R. (1997). Changes in the Distribution of Southern Click Beetles Dependent on Dead Trees (Coleoptera: Elateridae and Lissomidae) in Sweden. *Entomologisk Tidskrift*. 118:73–98.
- Nordén, B. et Appelqvist, T. (2001). Conceptual Problems of Ecological Continuity and its Bioindicators. *Biodiversity and Conservation*. 10: 779–791.
- Ranius, T., Kindvall, O., Kruys, N. et Jonsson, B.G. (2003). Modelling Dead Wood in Norway Spruce Stands Subject to Different Management Regimes. *Forest Ecology and Management*. 182: 13–29.
- Ranius, T., Johansson, V., Schroeder, M. et Caruso, A. (2015). Relative Importance of Habitat Characteristics at Multiple Spatial Scales for Wood-dependent Beetles in Boreal Forest. *Landscape Ecology*. 30(10) : 1931-1942.
- Sahlin, E. et Schroeder, M. (2010). Importance of Habitat Patch Size for Occupancy and Density of Aspen-associated Saproxylic Beetles. *Biodiversity and Conservation*. 19:1325–1339
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Hébert, C. (2004a). Comparison of Coleoptera Assemblages from a Recently Burned and Unburned Black Spruce Forests of Northeastern North America. *Biological Conservation*. 118(5): 583–592.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Hébert, C. (2004b). Landscape-Scale Habitat Selection Patterns of *Monochamus scutellatus* (Coleoptera: Cerambycidae) in a Recently Burned Black Spruce Forest. *Environmental Entomology*. 33(6): 1703-1710.
- Saint-Germain, M., Buddle, C.M. et Drapeau, P. (2006). Sampling Saproxylic Coleoptera: Scale Issues and the Importance of Behavior. *Environmental Entomology*. 35(2): 478–487.

- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Buddle, C.M. (2007a). Host-use Patterns of Saproxylic Phloeophagous and Xylophagous Coleoptera Adults and Larvae along the Decay Gradient in Standing Dead Black Spruce and Aspen. *Ecography*. 30(6): 737–748.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Buddle, C.M. (2007b). Occurrence Patterns of Aspen-feeding Wood-borers (Coleoptera: Cerambycidae) Along the Wood Decay Gradient: Active Selection for Specific Host Types or Neutral Mechanisms? *Ecological Entomology*. 32(6): 712–721.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. et Buddle, C.M. (2009). Landing Patterns of Phloem and Wood-feeding Coleoptera on Black Spruce of Different Physiological and Decay States. *Environmental Entomology*. 38(3): 797–802.
- Saint-Germain, M. et Drapeau, P. (2011). Response of Saproxylic Wood-boring Beetles (Coleoptera: Cerambycidae) to Severe Habitat Loss Due to Logging in an Aspen-dominated Boreal Landscape. *Landscape Ecology*. 26(4): 573–586.
- Schiegg, K. (2000a). Are There Saproxylic Beetle Species Characteristic of High Dead Wood Connectivity? *Ecography*. 23: 579–587.
- Schiegg, K. (2000b). Effects Of Dead Wood Volume And Connectivity On Saproxylic Insect Species Diversity. *Ecoscience*. 7:290–298.
- Sénécal, D., Kneeshaw, D. et Messier, C. (2004). Temporal , Spatial and Structural Patterns of Adult Trembling Aspen and White Spruce Mortality in Quebec's Boreal Forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 34: 396–404.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P. et Rauh, J. (2000). Coarse Woody Debris and Stand Characteristics in Mature Managed and Old-growth Boreal Mesic Forests in Southern Finland. *Forest Ecology and Management*. 128: 211-225.
- Siitonen, J. (2001). Forest Management, Coarse Woody Debris and Saproxylic Organisms: Fennoscandian Boreal Forests as an Example. *Ecological Bulletins*. 49: 11-41.

- Spence, J.R., Langor, D.W., Hammond, H.E.J., et Pohl, G. (1997). Beetle Abundance and Diversity in a Boreal Mixedwood Forest. Dans *Forests and Insects: Proceedings of the 18th Royal Entomological Society Symposium*, London, United Kingdom, 13– 15 September 1995. Edited by A.D. Watt and N.E. Stork. Chapman and Hall, London, United Kingdom. pp. 285–299.
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G. (2012). *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, New York.
- Sutherland, G. D., Harestad, A. S., Price, K. et Lertzman K. P. (2000). Scaling of Natal Dispersal Distances in Terrestrial Birds and Mammals. *Conservation Ecology*. 4(1):16
- Thomas, C D. (2000). Dispersal and Extinction in Fragmented Landscapes. *Proceedings. Biological Sciences*. 267(1439): 139–45.
- Vaillancourt, M-A., De Grandpré, L., Gauthier, S., Leduc, A., Kneeshaw, D.D., Claveau, Y. et Bergeron, Y. (2008). Comment les perturbations naturelles peuvent-elles constituer un guide pour l'aménagement forestier écosystémique? (Chap.2) dans *Aménagement écosystémique en forêt boréale* (Gauthier, S., Vaillancourt, MA., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D.D., Morin, H., Drapeau, P. et Bergeron, Y.) pages 41-59. Québec: Presses de l'Université du Québec, Québec, Canada. 568pp.
- Webb, A., Buddle, C.M., Drapeau, P. et Saint-Germain, M. (2008). Use of Remnant Boreal Forest Habitats by Saproxylic Beetle Assemblages in Even-aged Managed Landscapes. *Biological Conservation*. 141(3): 815–826.
- With, K. A. (1997). The Application of Neutral Landscape Models in Conservation Biology. *Conservation Biology*. 11(5): 1069–1080.
- Zhang, Q. H., Byers, J.A. et Zhang, X. (1993). Influence of Bark Thickness, Trunk Diameter and Height on Reproduction of the Longhorned Beetle, *Monochamus Sutor* (Col., Cerambycidae) in Burned Larch and Pine. *Journal of Applied Entomology*. 115: 145–154.